THESE de DOCTORAT D'ETAT

ès Sciences Naturelles

présentée

à l'Université Pierre et Marie Curie

- Paris 6 -

par

Alain LECHARNY

Photocontrôle de l'allongement des tiges principales de plantes cultivées en alternance de lumière et d'obscurité. Organes de photoréception, cinétiques des vitesses d'allongement et actions du phytochrome.

soutenue le 16 Juin 1981, devant le jury composé de :

MM. P. CHAMPAGNAT
H. DURANTON
R. JACQUES
C. LANCE
E. MIGINIAC
P. ROLLIN
E. WAGNER

THESE de DOCTORAT D'ETAT

ès Sciences Naturelles

présentée

à l'Université Pierre et Marie Curie

- Paris 6 -

par

Alain LECHARNY

Photocontrôle de l'allongement des tiges principales de plantes cultivées en alternance de lumière et d'obscurité. Organes de photoréception, cinétiques des vitesses d'allongement et actions du phytochrome.

soutenue le 16 Juin 1981, devant le jury composé de :

MM. P. CHAMPAGNAT
H. DURANTON
R. JACQUES
C. LANCE
E. MIGINIAC
P. ROLLIN
E. WAGNER

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Je remercie très vivement Messieurs P. Champagnat, H. Duranton, C. Lance, E. Miginiac, P. Rollin et E. Wagner d'avoir bien voulu juger et discuter mon travail.

Je tiens à manifester ma profonde gratitude à Monsieur R. Jacques qui m'a constamment soutenu et encouragé par ses conseils et ses suggestions.

J'adresse également mes sincères remerciements à toutes celles et à tous ceux dont les noms n'apparaissent pas dans ce Mémoire mais dont les compétences techniques ont rendu possible la réalisation de ce travail.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41547316_0036

PLAN

INTRODUCTION — Page

. Présentation générale 1

1 . Photomodulation de la croissance végétative 2

a - Les plantes étiolées 2
a.1 - Les modes d'action de la lumière 2
a.2 - Les réactions induites 2
a.3 - Les réactions entretenues 3

b - Les plantes en cours de verdissement 4
b.1 - Définitions 4
b.2 - Effet du verdissement sur la photosensibilité des plantes 5

c - Les plantes vertes 5
c.1 - Les réponses induites 5
c.2 - Les réponses entretenues 6
c.3 - Les réponses aux modifications du rapport quantique R/RS de l'éclairement de jour 6

d - De la plante étiolée à la plante verte : les réactions dues au phytochrome 6

2 . Photopériodisme et croissance végétative des plantes vertes ... 8

3 . Modulation de la croissance végétative des plantes vertes par la valeur de l'éclairement énergétique de la lumière blanche ... 9

4 . Photomorphogenèse et photosynthèse 10

MATERIELS ET METHODES

. Présentation générale 13

1 . Les plantes et leur culture avant les expériences 13

a - Le Chenopodium polyspermum L. 13
b - L'Anagallis arvensis L. 13
c - Le Vigna sinensis L. 13

2 . Les différentes méthodes de mesure de l'allongement des entrenœuds 14

a - Mesures périodiques espacées d'au moins 9 heures 14
b - Mesures en continu 14
b.1 - Cinématographie dans l'infrarouge 14
b.2 - Les capteurs de déplacement 14

3 . Méthode de mesure de la surface des feuilles in situ 15

4 . Les sources de lumière R et RS 15

a - La lumière R 15
b - La lumière RS standard 15

RESULTATS ET DISCUSSIONS

1 . Caractérisation des systèmes expérimentaux 17

a - Vitesse d'allongement des entrenœuds au cours d'une journée 17

b - Réponses induites par la lumière blanche 20
b.1 - Effet d'un éclairement en lumière RS donné en début de la période d'obscurité sur l'allongement des entrenœuds 20
b.2 - Courbe de réponse à la dose de lumière RS 21
b.3 - Allongement ou croissance des entrenœuds ? 22

c - Réponses entretenues par des éclairements complémentaires de 15 h 22
c.1 - Description générale 22
c.2 - Lumière RS 24
c.3 - Lumière R 24
c.4 - Utilisation des éclairements complémentaires 25
c.5 - Développement complet du 4e entrenœud et de la 4e paire de feuilles du Chenopodium polyspermum L. 25
c.6 - Transferts de 9 Bl - 15 R en 9 Bl - 15 RS et réciproquement 27
c.7 - Traitements en lumière RS et croissance cellulaire dans le 4e entrenœud du Chenopodium polyspermum L. 30

d - Conclusions 31
d.1 - Les photoréponses 31
d.2 - Le matériel végétal 31

e - Présentation de la suite du travail 32

2 . L'inhibition induite via le phytochrome 33

a - Les sites de photoréception. (Article paru dans Planta 1979, 145, 405-409) 33

b - Eclairement énergétique durant la journée et effet de la lumière RS donnée au début de l'obscurité. (Article paru dans Planta 1979, 146, 575-577) 38

c - Rôle possible du phytochrome sur l'utilisation et la disponibilité d'un facteur limitant pour la croissance ... 42

3 . La photoinhibition de l'allongement des entrenœuds dans les plantes vertes 45

a - Le Vigna sinensis L. 45
a.1 - (Article paru dans Planta 1980, 149, 384-388) 45
a.2 - Expérience complémentaire 51

b - Le Chenopodium polyspermum L. 51

c - Discussion 52

4 . Effet de l'enrichissement de la lumière blanche par de la lumière RS. (Article soumis à Plant Cell and Environment en Février 1981) 55

5 . La photomodulation de la synthèse des acides gras dans les entrenœuds du Vigna sinensis L. en croissance. (Article soumis à Planta en Octobre 1980) 71

6 . Action du phytochrome sur l'allongement des tiges et sur la floraison : ressemblances et différences 85

a - Le cas de l'Anagallis arvensis L. (Article paru dans Plant, Cell and Environment 1979, 2, 67-72) 85

b - La stabilité du P_{RS} à l'obscurité dans les plantes vertes 92

b. 1 - Allongement des tiges et floraison : le mode d'action du phytochrome est-il le même ? 92

b. 2 - Evolution du phytochrome à l'obscurité dans les plantes vertes 92

c - Le mode d'action du phytochrome durant la nyctipériode une hypothèse fondée sur la stabilité du P_{RS} à l'obscurité 96

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

1 . Allongement des tiges 101

a - Les vitesses d'allongement 101

b - Les temps de réponse 103

c - Les photorécepteurs 103

2 . Synthèse de l'oléate 104

3 . Perspectives 104

BIBLIOGRAPHIE

Abréviations et correspondances

Français			Anglais
lumière bleue	B	B	blue light
lumière blanche fluorescente	Bl	W ou WL	fluorescent white light
acide palmitique	C_{16-0}	C_{16-0}	palmitoic acid
" heptadecanoique	C_{17}	C_{17}	heptadecanoic acid
" stéarique	C_{18-0}	C_{18-0}	stearic acid
" octadecenoic (oléique)	C_{18-1}	C_{18-1}	octadecenoic (oleic) acid
" linoléique	C_{18-2}	C_{18-2}	linoleic acid
" linolenique	C_{18-3}	C_{18-3}	linolenic acid
écart type de la moyenne	e.t.m	s.e.m	standard error of the mean
jour court	JC	SD	short day
jour long	JL	LD	long day
masse de matière fraîche	MMF	FW	fresh weight
masse de matière sèche	MMS	DW	dry weight
obscurité	Obs	D	
phytochrome : $P_{RS} + P_R$	P	P	
forme du P ayant son maximum d'absorption dans le R	P_R	P_R	
forme du P ayant son maximum d'absorption dans le RS	P_{RS}	P_{FR}	
lumière rouge (600-700 nm)	R	R	red light
lumière rouge sombre (700-800 nm)	RS	FR	far-red light
		E.R	elongation rate
		I.E.R	internode E.R
		S.E.R	stem E.R
		Y-G	yellow and green light
état photostationnaire du P = P_{RS}/P	ϕ	ϕ	
rapport des flux quantiques à 660 et 730 nm	$\frac{e}{5}$	$\frac{e}{5}$	
photopériode de 9 h de lumière Bl trophique suivie de 15 h d'Obs ou de 15 h d'un traitement de lumière	9-15 Obs ou 9-15 (traitement de lumière)		

INTRODUCTION

Présentation générale

Le développement normal des plantes nécessite plusieurs heures de lumière par 24 heures ; la lumière apporte aux plantes l'énergie nécessaire au fonctionnement de l'appareil photosynthétique : c'est le rôle trophique ou quantitatif de la lumière. En plus de ce rôle quantitatif, la lumière a un effet morphogène, ou qualitatif, qui est dû à l'absorption de photons de fréquence bien déterminée par divers pigments. Entre l'absorption des photons par le photorécepteur et la photomorphose observée sur une plante entière, il existe généralement une longue séquence d'évènements (Fig. 1).

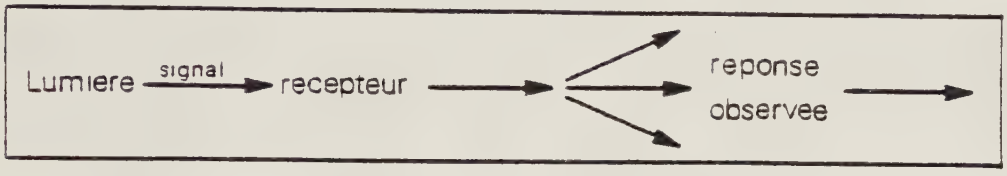


Fig. 1 - Schéma général d'une photomorphose

Le signal, c'est-à-dire l'information contenue dans la lumière, trouve son essence dans les composantes physiques de l'éclairement.

La photomorphogenèse peut ainsi être divisée en :

. photomodulation ou effet de :
  - la qualité de l'éclairement, c'est-à-dire la longueur d'onde des éclairements monochromatiques ou la répartition spectrale d'éclairements à larges bandes passantes
  - la valeur de l'éclairement quantique, c'est-à-dire la valeur du flux de photons.

. photopériodisme ou effet de la répartition temporelle de l'éclairement

. phototropisme ou effet de la direction du flux de photons.

Ces différentes photoréponses (à l'exclusion du phototropisme) vont être examinées successivement en focalisant notre attention sur le photocontrôle de la croissance végétative.

D'autres caractéristiques physiques de la lumière peuvent donner lieu à des réponses expérimentales bien que ne se rencontrant pas dans les conditions naturelles. C'est le cas, par exemple, de la polarisation de la lumière.

L'effet thermique des éclairements pose par contre un problème particulier : l'absorption de photons par le matériel vivant s'accompagne d'un apport thermique inversement proportionnel à la longueur d'onde. Dans le cas des éclairements généralement utilisés en chambre climatisées - lampes fluorescentes accompagnées ou non de lampes à incandescence - et dans de bonnes conditions de renouvellement d'air et de disponibilité en eau, la transpiration tend à compenser cet apport thermique dans les plantes vertes. Aussi

longtemps que la relation éventuelle entre la transpiration et les réponses morphogénétiques ne sera pas élucidée, l'importance de l'effet thermique de la lumière sur la morphogenèse restera impossible à évaluer

1 - Photomodulation de la croissance végétative

a - Les plantes étiolées

a.1 - Les modes d'action de la lumière

La lumière provoque deux types de réactions chez les jeunes plantes étiolées : des réactions "induites" et des réactions "entretenues". Le tableau 1 donne pour chacune d'elles les principales caractéristiques.

Tableau 1 : Les photoréponses dans les jeunes plantes étiolées

réaction :		induite	entretenue
éclairement (e)	durée (t)	brève (< qq min.)	longue (nh)
	sensibilité spectrale	R et B	R, B et RS
	reversibilité	par RS	non
	réciprocité (t x e = constante)	oui	non
contrôle à l'obscurité après l'éclairement		oui	non
photorécepteurs		phytochrome	phytochrome ou pigments absorbant dans le bleu ou dans le rouge ou chlorophylles ou protochlorophylles

a.2 - Les réactions "induites" (*)

Un bref éclairement de lumière R transforme en P_{RS} environ 80 % du P présent à l'obscurité dans le matériel étiolé sous la forme P_R. Les radiations d'autres longueurs d'onde transforment chacune une certaine proportion du P en P_{RS} : la quantité de P transformée dépend des spectres d'absorption des deux formes du phytochrome (Hartmann, 1966) [Fig. 2]. La zone bleue-violette du spectre sera la plus efficace après la zone rouge. Après retour des plantes à l'obscurité, le P_{RS} disparaît progressivement. La perte de détection spectrophotométrique du P_{RS} est fonction du taux de P_{RS} établi au début de la réaction ; la réaction est du premier ordre et le P_{RS} a une période de demi-vie qui, selon le matériel végétal, varie de 30 minutes à 2 heures à 25°C (Hopkins et Hillman, 1965), (Kendrick et Frankland, 1969) : après 3 à 6 heures d'obscurité, tout le P_{RS} a disparu. L'action d'un bref éclairement est due à l'action du P_{RS} à l'obscurité, pendant ces 3 à 6 heures, comme le montre la reversion de l'effet de la lumière R par la lumière RS. Les réponses induites obéissent à la loi de Bunsen-Roscoe ou loi de réciprocité : la réponse est fonction du produit de l'éclairement énergétique ou quantique et de la durée de l'éclairement ; elle ne dépend donc que de la quantité de molécules de pigment transformées en P_{RS}.

(*) Autre terminologie proposée par Jose et Vince, 1978 : "static mode reaction".

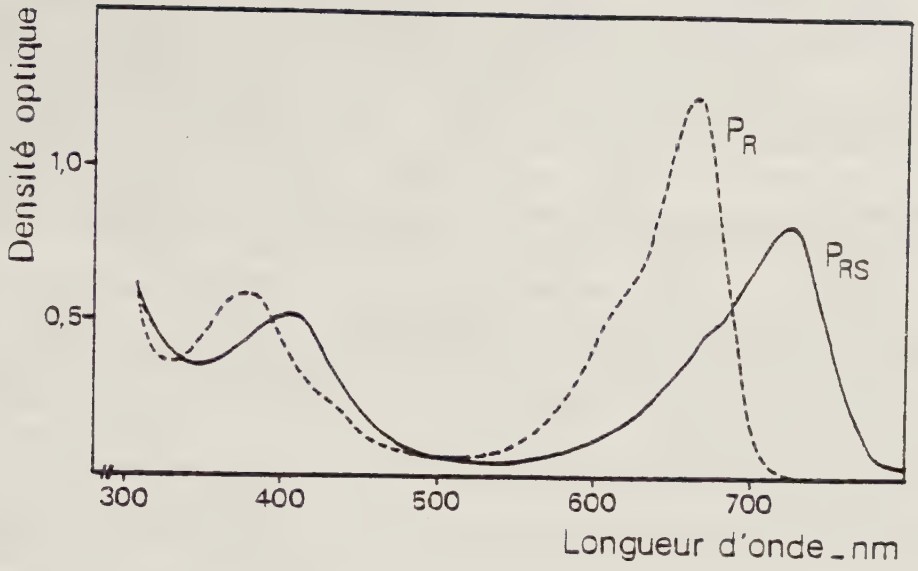


Fig. 2 - Spectres d'absorption du P_R et du P_{RS} d'Avoine in vitro (d'après Hartmann, 1966)

Les éclairements brefs en lumière R inhibent l'allongement des hypocotyles des Dicotylédones (Parker et al., 1949), (Downs, 1955), des coléoptiles et des mesocotyles des Monocotylédones (Blaauw et al., 1968), (Vanderhoef et al., 1979) et stimulent la croissance des feuilles (Parker et al., 1949), (Downs, 1955), (Liverman et al., 1955).

a. 3 - Les réactions "entretenues" (*)

Quand de jeunes plantes étiolées sont soumises à des éclairements de longue durée, les lumières R, RS et B provoquent les mêmes types de réponses. La reversibilité par le RS des effets du R ou du B est donc impossible. La loi de réciprocité n'est plus respectée : il y a dépendance des réponses vis-à-vis de la durée et de la valeur du flux énergétique mais avec une importance différente pour ces deux facteurs. En d'autres termes, les réponses ne sont plus seulement fonction du nombre total de photons reçus, mais elles sont aussi dépendantes de la durée de l'éclairement. Les éclairements prolongés en lumière R, RS ou B inhibent la croissance des hypocotyles des Dicotylédones (Evans et al., 1965) (Turner et Vince, 1969) (Jose, 1977) (Beggs et al., 1980) et celle des coléoptiles des Graminées (Blaauw et al., 1968) (Pjon et Furuya, 1971) mais stimulent la croissance des feuilles (Sale et Vince, 1963) et des disques de feuilles (Dale et Murray, 1968). Les caractéristiques de ces réponses rendent difficile la désignation du ou des pigments photorécepteurs. L'effet de la lumière R et de la lumière RS est très généralement attribué au phytochrome (Hartmann, 1966) (Wagner et Mohr, 1966). Schäfer (1975) a proposé un modèle explicatif du mode d'action du phytochrome pour un certain nombre de réponses

(*) Autres terminologies employées : H.E.R. ou high energy reaction (Mohr, 1957) abandonnée pour H.I.R. ou high irradiance reaction, réponse au phytochrome en condition d'équilibre et "dynamic mode reaction" (Jose et Vince, 1978) lorsque le pigment est supposé être le phytochrome.

(voir page 7 de ce mémoire). L'effet de la lumière R a été attribué, au moins en partie, à un pigment autre que le phytochrome (Blaauw et al., 1968), (Vanderhoef et al., 1979). Bien que dans certains cas l'effet de la lumière B puisse être attribué au phytochrome (Rabino et al., 1977), l'existence d'un autre pigment est généralement suspectée. En effet, les réponses à des éclairements en lumière R et en lumière RS et les réponses à des éclairements B montrent :

. des différences entre les cinétiques (Hartmann, 1966), (Wagner et Mohr, 1966), (Engelsma, 1967 a, b), (Meijer, 1968), (Jose, 1977).
. des effets différents du vieillissement des plantules (Evans et al., 1965), (Turner et Vince, 1969), (Black et Shuttleworth, 1974).
. des effets différents du dé-étiolement (Grill et Vince, 1965), (Meijer et Engelsma, 1965), (Bertsch et Mohr, 1965 b), (Turner et Vince, 1969), (Black et Shuttleworth, 1974).
. des sites de photoréception différents (Black et Shuttleworth, 1974), (Jose, 1977).
. des interactions avec les hormones de croissance différentes (Felippe et Litjens, 1979)
. enfin, des efficacités relatives très différentes (Jose et Vince, 1977).

La photosynthèse a été proposée comme un des composants du système pigmentaire responsable des réponses entretenues par la lumière (H.I.R). La photosynthèse interviendrait ainsi dans l'H.I.R., contrôlant la synthèse des anthocyanes (Downs et al., 1965) (Schneider et Stimson, 1971, 1972) et l'induction de la phenylalanine ammoniac-lyase (P.A.L.) (Zucker, 1969). D'autres auteurs ne trouvent pas avec leurs résultats de preuve de l'intervention de la photosynthèse (Evans et al., 1965) (Bertsch et Mohr, 1965a) (Mancinelli et al., 1974) (Drumm et al., 1975) (Duke et al., 1976). Récemment, l'utilisation d'herbicides bloquant totalement l'accumulation des chlorophylles a montré que des "réponses entretenues" par la lumière existent en absence de photosynthèse (Beggs et al., 1980, 1981).

b - Les plantes en cours de verdissement

b.1 - Définitions

Dans les expériences sur le photocontrôle de la croissance, il est apparu nécessaire d'opérer une classification du stade de développement des plantes basée sur le "passé" de la plante. Cette classification tient compte principalement du facteur lumière. Trois catégories sont généralement retenues :

- Les jeunes plantes étiolées : ce sont des plantes qui, depuis leur germination, sont cultivées en obscurité totale. Leurs photoréponses ont été décrites dans le paragraphe a.
- Les jeunes plantes en cours de verdissement ou "dé-étiolées" sont des plantes qui, ayant germé et s'étant développées à l'obscurité, sont soumises à quelques heures d'éclairement en lumière blanche ou colorée.
- les plantes "vertes" enfin sont des plantes qui ont reçu par jour plusieurs heures d'éclairement à des valeurs d'éclairement énergétique permettant un développement normal du système photosynthétique, dont le fonctionnement sous ce même éclairement est suffisant pour donner aux plantes un aspect assez proche de celui qu'elles ont dans la nature.

Ces deux dernières définitions décrivent des catégories de plantes dont les limites sont très imprécises car placées arbitrairement le long d'un phénomène continu, le développement de la plante. Cependant, elles fournissent des repères morphogénétiques pratiques pour décrire les modifications de la photosensibilité des plantes au cours de leur développement, modifications qui sont induites par la lumière elle-même.

b. 2 - Effet du verdissement sur la photosensibilité des plantes

Dans les jeunes plantes étiolées, la lumière RS inhibe la croissance (cf. paragraphe 1). L'effet de la lumière RS est presque complètement perdu après une pré-irradiation avec de la lumière R (Lockhart, 1961), (Turner et Vince, 1969), (Elliott et Miller, 1969), (Black et Shuttleworth, 1974), (Jose et Vince, 1977). L'action de la lumière RS sur la synthèse d'anthocyane dans les jeunes plantes de Brassica rapa L. est de même fortement diminuée dans ces conditions (Grill et Vince, 1965). La perte de sensibilité au RS présente les caractéristiques classiques d'une réaction contrôlée par le phytochrome, c'est à dire une induction par une dose faible de lumière R et une reversion de cet effet par la lumière RS (Grill et Vince, 1965), (Turner et Vince, 1969). La croissance des tiges des jeunes plantes de-étiolées demeure inhibée par la lumière blanche (Dale et Murray, 1968), (Elliott et Miller, 1974), par la lumière R (Thomas et Dickinson, 1979), par la lumière B (Grill et Vince, 1965), (Turner et Vince, 1969), (Elliott et Miller, 1974) et par un éclairement centré sur la longueur d'onde de 620 nm (Elliott et Miller, 1974).

Il a été montré qu'au moins deux photorécepteurs sont impliqués dans le contrôle de la croissance à la lumière des plantes dé-étiolées : le phytochrome et un pigment absorbant dans le bleu (Gaba et Black, 1979), (Thomas et Dickinson, 1979).

c - Les plantes vertes

c. 1 - Les réponses induites

Dans les plantes vertes, un éclairement en lumière RS en début de nuit ("effet de fin de jour") ou en interruption de nuit, stimule la croissance :

- des tiges et des entrenœuds (Downs et al., 1957), (Le Noir, 1967), (Satter et Wetherell, 1968a), (Kasperbauer, 1971), (Lecharny et Jacques, 1974), (Garrison et Briggs, 1975), (Vince-Prue, 1977), (Holmes et Smith, 1977), (Wildermann et al., 1978) (Imhoff et al., 1979).
- des pétioles de feuilles (Downs et al., 1957), (Vince-Prue et al., 1976), (Holmes et Smith, 1977)
- des jeunes feuilles dans les plantes en rosette (Proctor, 1973) (Jacques M., communication personnelle).

Par contre, ces mêmes traitements augmentent la dominance apicale exercée par l'apex principal sur les bourgeons axillaires (Kasperbauer, 1971), (Tucker et Mansfield, 1972), (Tucker, 1975), (Vince-Prue, 1977) et inhibent la croissance des limbes foliaires des plantes caulescentes (Satter et Wetherell, 1968 a), (Klein, 1969), (Holmes et Smith, 1977).

Ces effets des éclairements en lumière RS peuvent tous être annulés par un éclairement en lumière R donné immédiatement après : le pigment photorécepteur est le phytochrome.

c. 2 - Les réponses entretenues

Lorsque des plantes vertes sont soumises à des éclairements de faible valeur énergétique et de longue durée, en remplacement de tout ou partie de la période d'obscurité journalière, il apparaît un nouveau type de modulation de la croissance des tiges (Satter et Wetherell, 1968 a, b), (Vince-Prue, 1977). Les caractéristiques principales en sont :

- un éclairement prolongé en lumière R n'a pas (ou peu) d'action ; lorsqu'une action est observée, c'est une stimulation de l'allongement des tiges.
- un éclairement en lumière RS de longue durée n'est pas plus actif qu'un éclairement en lumière RS saturant la réaction d'induction en début de nuit.
- un mélange de lumière RS et de lumière R est par contre très efficace. Le maximum de stimulation est obtenu pour un mélange ayant un rapport en énergie R/R+RS d'environ 25 %. L'état photostationnaire du phytochrome (P_{RS}/P) établi par un tel éclairement dans les plantules étiolées est d'environ 0,3 (Vince-Prue, 1977).
- un éclairement en lumière intermittente est beaucoup moins efficace qu'un éclairement en lumière continue (Cathey, 1974).

Ces réponses ont été attribuées à l'action de la protochlorophylle (Satter et Wetherell, 1968 b) ou à l'action du phytochrome (Vince-Prue, 1977).

c. 3 - Réponses aux modifications du rapport quantique R/RS de l'éclairement de jour

Un changement du rapport quantique R/RS de l'éclairement de jour entraîne une redistribution quantitative de la croissance du Chenopodium album L. et du Cucurbita pepo L. Un enrichissement en lumière RS de l'éclairement accroît l'allongement des tiges et des pétioles et diminue la croissance des limbes foliaires (Morgan et Smith, 1976), (Holmes et Smith, 1977). La stimulation de l'allongement des tiges et des pétioles est linéairement fonction de l'état photostationnaire du phytochrome (rapport P_{RS}/P) qu'établirait cet éclairement dans de jeunes plantes étiolées (Morgan et Smith, 1978, 1979).

d - De la plante étiolée à la plante verte : les réactions dues au phytochrome

Le tableau 2 rassemble les divers modes d'action du phytochrome qui pourraient s'appliquer aux diverses réponses à la lumière décrites précédemment.

Dans les réactions induites par la lumière, le mode d'action est expliqué par le modèle classique de la photoconversion du P_R en P_{RS} et le maintien du P_{RS} à l'obscurité pendant quelques heures. Dans ce cas, le P_{RS} est véritablement la forme active du phytochrome : la réponse dépend de la concentration du P_{RS} soit par réponse de tout ou rien ou de seuil (Oelze-Karow et al., 1970) soit elle est fonction de la concentration du P_{RS} (Vince-Prue, 1977), (Steinitz et al., 1979).

Tableau 2 : Les modes d'action du phytochrome en fonction de l'éclairement et du stade de développement des plantes.

	stade du développement	
	étiolement	pendant ou après verdissement
Mode d'action du phytochrome	induction $P_R \xrightleftharpoons{h\nu} P_{RS}$ ou réponse si $[P_{RS}] >$ seuil réponse = f $[P_{RS}]$ perte de détection spectrophotométrique	induction idem
	réaction entretenue (HIR)* $P_R \xrightleftharpoons{h\nu} P_{RS}$ $P_RX \xrightleftharpoons{h\nu} P_{RS}X \longrightarrow$ réponse	
		photoconversion cyclique ** $P_R \xrightleftharpoons{h\nu} P_{RS}$ réponse $P_RX' \rightleftharpoons P_{RS}X'$

* d'après Schäfer (1975)

** d'après Jose et Vince-Prue (1978)

Dans le cas des réactions entretenues par la lumière, Schäfer (1975) a proposé un modèle pouvant expliquer le mode d'action des éclairements R et RS dans les plantes étiolées. Après photoconversion du P_R en P_{RS}, le P_{RS} interagirait avec un récepteur X. La quantité du complexe P_{RS}-X dépend dans ce modèle de la longueur d'onde utilisée et de l'équilibre photostationnaire du phytochrome calculé par Hartmann (1966) [Fig. 3] en fonction de la longueur d'onde. Il a été montré de plus que même sous un éclairement RS une quantité non négligeable de P_{RS} et donc de P_{RS}-X est formée (Butler et al., 1963). Si les éclairements sont de longue durée, la lumière R, la lumière RS et la lumière B peuvent avoir la même action bien qu'avec des efficacités différentes.

La nature de X est encore inconnue ; la possibilité pour le phytochrome d'interagir avec un compartiment membranaire dans la cellule a fait l'objet de nombreux travaux (Marmé, 1977) mais, jusqu'à maintenant, aucune preuve décisive directe n'a pu être apportée. Smith (1970) a donné un modèle de ce mode d'action dans l'hypothèse d'une liaison du phytochrome avec une membrane.

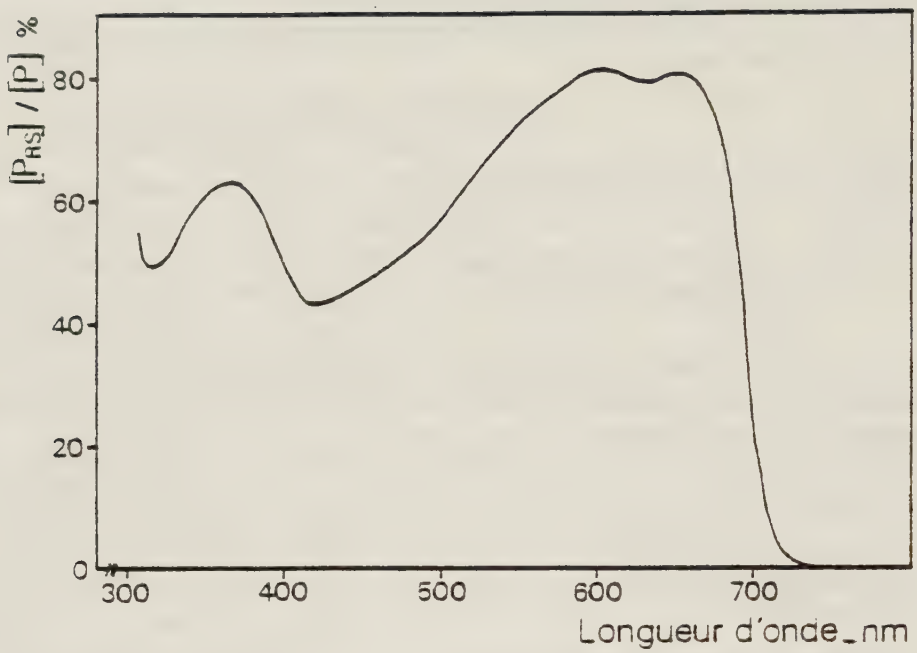


Fig. 3 - Equilibre photostationnaire du phytochrome calculé en fonction de la longueur d'onde. (d'après Hartmann, 1966)

Au cours du verdissement, la réaction entretenue par la lumière RS disparaît. Par contre, dans les plantes vertes, l'effet d'éclairements prolongés en lumière R + RS est plus important que l'effet d'éclairements en lumière R ou RS seule. Ces résultats, ainsi que la dépendance de la réponse vis à vis du flux énergétique, ont conduit à l'hypothèse d'un autre mode d'action du phytochrome : la réponse ne serait plus contrôlée par le complexe phytochrome-récepteur ($P_{RS}X'$) mais par la réaction de liaison du phytochrome à ce récepteur (Jose et Vince, 1978).

2 - Photopériodisme et croissance végétative des plantes "vertes"

L'action la plus spectaculaire et la plus étudiée du photopériodisme est le déclenchement des processus menant à la floraison (Colloques internationaux du CNRS, n° 285. Physiologie de la Floraison, 1978) et entraînant du fait même la fin de la croissance végétative proprement dite.

Par ailleurs, l'entrée en dormance de certaines plantes dépend de la photopériode, les "jours longs" maintenant la croissance et les "jours courts" provoquant l'entrée en dormance (Wareing, 1953, 1954), (Downs et Borthwick, 1956), (Nitsch, 1957). Le contrôle photopériodique de la croissance végétative est souvent présenté comme un fait bien établi (Vince-Prue, 1976). Cependant, Vince-Prue fait remarquer que dans bon nombre d'expériences il n'est pas possible de savoir si c'est la durée ou si c'est la quantité de lumière totale via la photosynthèse qui contrôle la réponse observée.

Les expériences présentées à l'appui du rôle de la longueur du jour sur la croissance végétative seront discutées à la suite de la présentation de nos résultats (page 24).

3 - Modulation de la croissance végétative des plantes vertes par la valeur de l'éclairement énergétique de la lumière blanche

La croissance végétative des plantes vertes est fortement dépendante de la quantité de lumière donnée durant le jour. D'une manière générale, la croissance globale des plantes est plus forte avec un éclairement énergétique élevé qu'avec un éclairement énergétique faible.

Au niveau des différents organes de la plante, deux groupes doivent être distingués :

. Le premier groupe rassemble les organes dont tous les paramètres de la croissance - MMF, MMS dimensions - sont plus grands avec les éclairements énergétiques élevés. Il en est ainsi des feuilles (McIntyre, 1977), (Tarila et al., 1977), (Warrington et al., 1978), des racines (Tarila et al., 1977), des bourgeons et des rameaux axillaires (McIntyre, 1973), (Field et Jackson, 1975), (Andersen, 1976), (White et Mansfield, 1978). Dans le cadre de la théorie de la distribution des éléments nutritifs expliquant la dominance apicale (Gregory et Veale, 1957), cet effet serait dû à l'augmentation de la photosynthèse. A l'appui de cette hypothèse, il peut être noté que l'effet de la diminution du flux énergétique peut être levé par une fourniture de sucre (McIntyre, 1971) ou par une augmentation du contenu en CO_2 de l'air (Andersen, 1976).

. Le deuxième groupe comprend essentiellement les tiges. Dans de nombreux cas, la longueur finale des tiges, celle des entrenœuds et la vitesse d'allongement de ces organes sont plus grandes en lumière blanche de faible valeur énergétique qu'en lumière blanche de forte valeur énergétique (Grime et Jeffrey, 1965), (Field et Jackson, 1975), (Tarila et al., 1977), (White et Mansfield, 1978), (Antoniw et Sprent, 1978), (Virzo de Santo et Alfani, 1980). La masse de matière sèche est par contre parfois inhibée (Tarila et al., 1977).

La réponse dépend de l'état physiologique des plantes : à des valeurs trop faibles de l'éclairement énergétique, la croissance apparaît limitée par une déficience en assimilats d'origine photosynthétique et l'augmentation de l'éclairement stimule l'allongement des tiges (Virzo de Santo et Alfani, 1980).

Un rameau axillaire dont on lève l'inhibition de croissance par l'ablation du bourgeon terminal se comporte comme une tige vis à vis de l'inhibition par la lumière blanche (White et Mansfield, 1978). Par ailleurs, un segment de tige maintenu à l'obscurité sur une plante cultivée en serre a une vitesse de croissance en longueur et en largeur plus rapide qu'un segment éclairé (Garrison et Briggs, 1972). L'inhibition par la lumière est localisée et l'effet n'est pas transmis d'une région de la tige éclairée à une région non éclairée. De même, l'obscurcissement d'un bourgeon axillaire ou principal stimule son allongement (Field et Jackson, 1975).

De leurs expériences, Grime et Jeffrey (1965) concluent que la croissance en longueur est déterminée par deux processus photodépendants. La croissance des tiges dépend en premier lieu de la disponibilité en assimilats ; cette disponibilité est sous le contrôle de la photosynthèse et est directement fonction de la valeur de l'éclairement. Mais il existe également une photoinhibition de l'expansion des parois cellulaires qui est également fonction de la

valeur de l'éclairement. Quand la croissance en longueur est limitée par la disponibilité en assimilats photosynthétiques, une stimulation de la croissance est observée après augmentation de l'éclairement. Par contre, s'il n'y a pas de limitation de la quantité d'assimilats, une inhibition de la croissance en longueur est observée pour le même traitement. Les conditions de culture vis à vis de l'éclairement sont donc décisives quant au sens et quant à l'intensité de la réponse.

La réponse des plantes dépend également de l'habitat naturel des espèces utilisées : un abaissement de l'éclairement accroît fortement l'allongement des tiges des espèces vivant naturellement dans les herbages à population végétale dense, mais la stimulation est négligeable pour les espèces qui ne sont pas naturellement soumises à la compétition pour la lumière (Grime, 1966) ou pour les plantes adaptées à l'ombre (Frankland et Letendre, 1978).

4 - Photomorphogenèse et photosynthèse

La lumière agit simultanément sur la photomorphogenèse et la photosynthèse et il devra être tenu compte de l'aspect trophique de la photosynthèse pour interpréter un certain nombre d'expériences. En effet, un certain nombre d'interactions entre la photosynthèse et les photomorphoses sont connues. Des schémas ont été proposés (Satter et Wetherell, 1968 b), (Jacques, 1973) pour les interactions entre la chlorophylle et le phytochrome : la Fig. 4 est un schéma, pour la croissance végétative des plantes vertes, adapté de celui plus général de Jacques (1973).

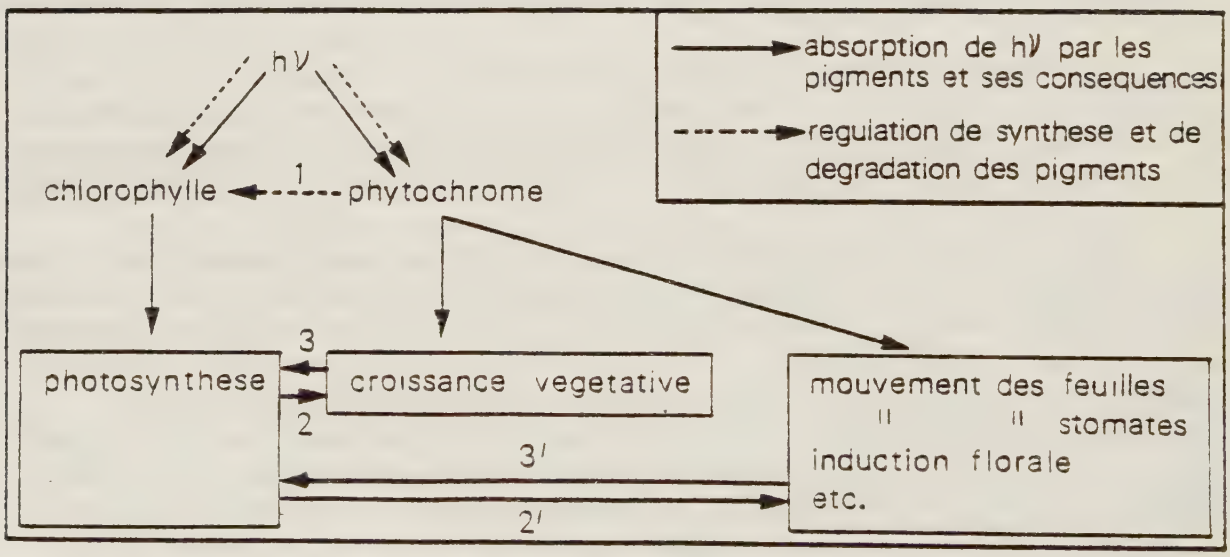


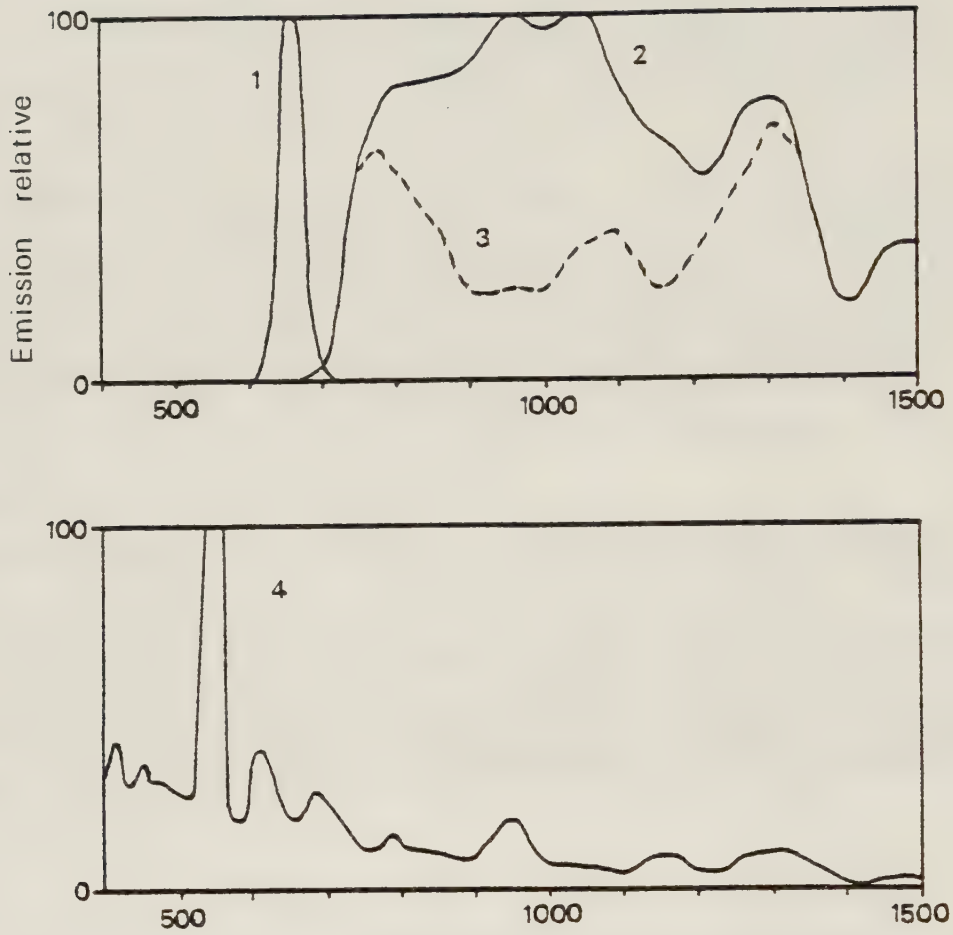
Fig. 4 - Représentation schématique d'un certain nombre des voies d'interaction possible dans les plantes vertes entre les réponses phytochrome-dépendantes et la photosynthèse.

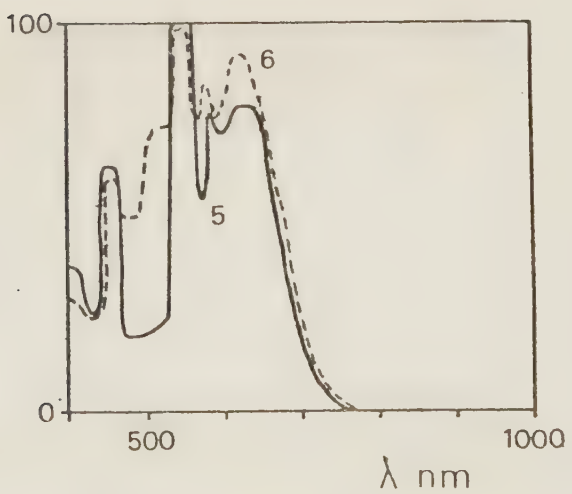
Les principales voies d'interaction sont :

1 et 1' - le contrôle de la synthèse de la chlorophylle. En effet, s'il est maintenant admis que la quantité de chlorophylle dans les plantes n'est jamais limitante de la photosynthèse dans les conditions naturelles, il n'en est pas de même dans certaines conditions expérimentales extrêmes. En particulier, l'utilisation d'éclairements trophiques de faible valeur énergétique, couplée à un enrichissement en lumière RS ou complétée par de la lumière RS en cours de nuit, produit en quelques jours un abaissement extrêmement important de la teneur en chlorophylle des feuilles. Par exemple, un éclairement quotidien de lumière RS en début de la période journalière d'obscurité diminue, en 5 jours, de 35 % (calculée sur la base du poids de matière sèche) la quantité de chlorophylle contenue dans le Marchantia polymorpha L. (Fredericq et De Greef, 1966). Par contre, un éclairement nocturne en lumière de type fluorescent apportant seulement en plus 13 % d'énergie à l'éclairement blanc trophique, augmente de 41 % le niveau de chlorophylle du Sinningia speciosa L. (Satter et Wetherell, 1968 b).

2 - le contrôle de la croissance et - 2' - d'autres morphoses par le niveau des assimilats.

3 - le contrôle de l'activité photosynthétique par des modifications de la croissance des feuilles principalement ou - 3' - par d'autres photomorphoses sous la dépendance du phytochrome telles que les mouvements des feuilles et des stomates, l'induction florale, la synthèse d'autres pigments.





Répartition spectrale de l'émission des diverses sources de lumière utilisées :
1 - R ; 2 - RS standard ;
3 - RS standard + filtre anti-calorique ; 4 - Bl = lampes HQI_{400} ; 5 - Bl = lampes fluorescentes SYLVANIA "Grolux WS" ; 6 - Bl = lampes fluorescentes OSRAM, TL 19.

MATERIELS ET METHODES

Dans ce chapitre ne seront décrites que les méthodes largement utilisées tout au long des expériences présentées dans ce Mémoire. Les méthodes particulières seront décrites au moment de l'exposé des résultats. Les courbes de répartition spectrale des différentes sources de lumière décrites dans ce chapitre sont rassemblées page 12.

1 - Les plantes et leur culture avant les expériences

a - Le Chenopodium polyspermum L. (Chenopodiacée) est une plante caulescente aux feuilles opposées et décussées (au moins jusqu'au stade physiologique de l'expérimentation). C'est une plante qui, vis-à-vis de la floraison, se comporte comme une plante de "jours courts préférante". Sa floraison peut être induite par une seule nuit longue ; elle est inhibée, au cours de la nuit inductrice (Jacques, 1968a), par deux interruptions brèves de lumière R ou par un éclairement de type incandescent de longue durée.

Les semences sont obtenues dans les serres du Laboratoire du Phytotron de Gif et renouvelées chaque année. Les semences sont mises à germer à 30°C sur du papier filtre humidifié, en boîte de Petri et à la lumière. Après 72 heures, les germinations dont la radicule mesure environ 5 mm sont sélectionnées et plantées sur vermiculite. Les plantes sont alors cultivées en chambre de culture en environnement artificiel, à 22°C et 70 % d'humidité relative. Durant la période de culture préalable à l'expérimentation proprement dite, les plantes sont soumises à 9 h d'éclairement blanc trophique suivi par 15 h de lumière R de faible valeur énergétique. L'éclairement blanc trophique provient de lampes fluorescentes (Sylvania, "Grolux WS") ; il est de 140 Wm^{-2} au sommet des plantes. La lumière R provient de lampes fluorescentes (Philips TL 15) ; au sommet des plantes, l'éclairement est de 0,5 Wm^{-2}.

Les expériences débutent quand le 4e entrenœud au-dessus des cotylédons mesure environ 10 mm.

b - L'Anagallis arvensis L. (Primulacée) est une plante caulescente à feuilles opposées décussées. C'est une plante de "jours longs absolue".

Les plantes sont obtenues par bouturage d'un clone conservé en "jours courts" au Laboratoire du Phytotron de Gif. Avant les expériences, les plantes sont cultivées en chambres de culture à environnement artificiel à 22°C et 70 % d'humidité relative. Elles reçoivent 9 heures d'éclairement blanc trophique par 24 heures. La lumière blanche provient de tubes fluorescents (OSRAM "TL 19") et de lampes à incandescence ; l'éclairement est de 100 Wm^{-2}.

c - Le Vigna sinensis L. (var. M53) (Papilionacée) est utilisé à un stade jeune. Les semences sont obtenues dans les serres, une récolte étant faite chaque année. Après imbibition pendant 24 heures à 30°C, elles sont placées en vermiculite et cultivées pendant 4 jours à 27°C et 70 % d'humidité relative en lumière blanche continue provenant de lampes fluorescentes (Sylvania, "Grolux WS", 140 Wm^{-2} au niveau des plantes) ou de lampes à vapeur de

mercure et halogénures métalliques (HQI 400, 130 Wm^{-2} au niveau des plantes). Au début des expériences, l'hypocotyle est presque complètement développé et le premier entrenœud au-dessus des cotylédons mesure environ 10 mm ; deux feuilles opposées et simples et la partie terminale peu développée se trouvent au-dessus de l'entrenœud.

2 - Les différentes méthodes de mesure de l'allongement des entrenœuds

a - Mesures périodiques, espacées d'au moins 9 heures

Les mesures sont effectuées soit à l'aide de papier millimétré - cas du Chenopodium polyspermum et de l'Anagallis arvensis - au millimètre près, soit avec un pied à coulisse - cas du Vigna sinensis - au demi-millimètre près.

b - Mesures en continu

b.1 - Cinématographie dans l'infra-rouge

La plante filmée est éclairée en infra-rouge par une lampe à incandescence placée derrière un filtre (Kodak "87 C") ne laissant passer que les longueurs d'onde supérieures à 800 nm, qui n'ont pas d'effet sur l'allongement de l'entrenœud. Une partie de cette irradiation est réfléchie par la plante et vient former l'image de celle-ci sur l'écran au phosphore (P_{20}) d'une lunette infra-rouge (FJW Industries "Find-R-Scope"). A l'aide d'une caméra (Paillard "Bolex reflex", 16 mm), sur laquelle est adapté un banc optique pour macrophotographie, on enregistre sur un film ordinaire (Kodak "4 X", type 7224) l'image de la plante. L'allumage du projecteur infra rouge dure 15 à 20 secondes et il est synchronisé aux prises de vue : une photographie est prise toutes les 6 minutes. Le film, après développement, est soit projeté, soit observé au microscope. Le grossissement varie de 5 à 10 selon la netteté de l'image obtenue.
Cette technique permet de suivre l'allongement des entrenœuds à l'obscurité ou lors d'éclairements de faible valeur énergétique.

b.2 - Les capteurs de déplacement

Les cinétiques d'allongement des entrenœuds peuvent être enregistrés en utilisant des capteurs de déplacement linéaire (Ifelec, série L) couplés à des démodulateurs électroniques (Ifelec, G. D. L). Les capteurs de déplacement utilisent le principe du transformateur différentiel. Ils sont constitués par un enroulement primaire et deux enroulements secondaires identiques connectés en opposition, à l'intérieur desquels se déplace un noyau magnétique à haute perméabilité. L'enroulement primaire est alimenté par un courant alternatif de valeur efficace constante permettant d'éliminer l'influence de la dérive en température de l'enroulement primaire. Les forces électro-motrices d'induction développées dans chaque enroulement secondaire sont en opposition de phase. Leur amplitude respective dépend du couplage magnétique entre l'enroulement primaire et les enroulements secondaires, donc de la position du noyau. Le déplacement du noyau modifie l'induction dans un enroulement secondaire par rapport à l'autre. La tension de sortie a une amplitude égale à la différence entre les deux forces électromotrices induites aux deux enroulements secondaires. La course maximale des capteurs utilisés est de 20 mm : la linéarité est

de ± 0,04 mm et le coefficient de température est ⩽ 250 ppm par °C. Le capteur est entièrement blindé. L'alimentation en courant des capteurs est fournie par le module GDL qui assure également la mise en forme du signal fourni par le capteur en le redressant au moyen d'un démodulateur synchrone. Après filtrage, le signal est disponible soit sous la forme d'une tension (± 1 V), soit sous la forme d'un courant (0-20 mA), proportionnel au déplacement mesuré. La tige contenant le noyau magnétique est reliée à la plante par l'intermédiaire de fils métalliques et d'un bras de balancier. Un poids de 6 g est utilisé pour assurer la tension. La plante est accrochée sous la première paire de feuilles à l'aide d'un fil de coton passé en boucle.

3 - Méthode de mesure de la surface des feuilles in situ

Les plantes, dont les surfaces des feuilles sont à mesurer, sont déplacées de leur condition et mises à l'obscurité pendant environ 10 minutes. La feuille à mesurer est placée horizontalement sur un support sur lequel repose un morceau de plan-film photographique (Kodak, Kodalith ortho, type 3, support Estar épais*). La feuille est maintenue en contact avec le film par une plaque de verre et est éclairée en lumière blanche pendant quelques secondes. Le plan-film est ensuite développé. La feuille apparaît alors en transparent sur un fond noir (négatif). Un contact photographique est alors tiré, sur le même type de film, donnant l'image (positive) de la feuille en dimension exacte en noir sur fond transparent. Il est alors possible d'utiliser directement cette image dans un mesureur automatique de surface (Hayashi denkoh Co Ltd) sans avoir à faire aucune découpe, ce qui augmente fortement l'exactitude de la mesure. Cette méthode non destructrice permet donc de suivre la croissance en surface d'une feuille donnée sur une plante pendant tout le développement de cette feuille. De plus, les photographies peuvent être conservées.

4 - Les sources de lumière R et RS

a - La lumière R provient de lampes fluorescentes (Philips TL 15) ayant un maximum d'émission à 660 nm ; la bande passante est d'environ 30 nm.

b - La lumière RS standard. Dans toutes nos expériences, sauf indications contraires, les émissions RS se réfèrent à une même source ou source standard. La lumière RS est fournie par des lampes à incandescence dont l'émission est filtrée par un filtre rhodoïd (Altuglass, 3 mm) rouge et un filtre rhodoïd bleu. Un filtre anticalorique a parfois été interposé. Une telle source commence à émettre au-delà de 680 nm. Environ 10 % de l'éclairement total est entre 680 et 800 nm et environ 0,25 % avant 700 nm. L'état photostationnaire du phytochrome (P_{RS}/P), établi par un tel éclairement dans les plantules étiolées d'Avena sativa L., a été mesuré selon la méthode décrite par Jacques (1968 b). Des cuves de spectrophotomètre de 5 mm de parcours optique sont éclairées alternativement par des doses saturantes de lumière RS "standard" et par une

---

* Ce support a été choisi du fait de sa grande stabilité dimentionnelle au cours des traitements, ce qui n'est pas le cas des supports en papier.

lumière dont l'émission maximale se situe à la longueur d'onde de 660 nm ou de 731 nm (lumières issues d'une lampe de projection pour diapositive filtrée par un filtre anticalorique et un filtre interférentiel, Balzers B_{40}, bande passante d'environ 7 nm). Le pourcentage de P_{RS} est alors déterminé par la mesure d'absorption à 730 nm à l'aide d'un spectrophotomètre double-faisceau. La source de lumière RS standard donne un rapport P_{RS}/P d'environ 8 % dans les coléoptiles de plantules étiolées d'Avoine. La source de lumière RS standard a une quantité relativement importante de son émission dans l'infra-rouge et est donc assez fortement thermique. Des expériences de contrôle ont été effectuées pour comparer les effets d'une telle source sur l'allongement des entrenœuds et les effets d'un éclairement RS fourni par l'Illuminateur Spectral de Gif (Jacques et al., 1964) ; le maximum de l'émission (λ max) était à 712 nm et la bande passante était de 10 nm. Les résultats de ces expériences (Tableau 3) prouvent qu'il n'y a pas d'effet thermique de la source RS standard sur l'allongement des entrenœuds.

	ΔL (mm)	e. t. m.
Obs (1)	7,7 a	1,3
Obs (2)	7,5 a	1,1
RS standard	19,2 b	2,2
λ = 712 nm ill. spectral	18,6 b	5,2

Les moyennes suivies de lettres différentes sont significativement différentes ($P < 0,05$) (Test Newman et Keuls, Snedecor et Cochran, 1971).

Tableau 3 :
Comparaison des effets de deux sources de lumière RS sur l'allongement du 4e entrenœud du Chenopodium polyspermum L. Les traitements durent 15 heures. Les sources de lumière RS sont décrites dans le texte. Moyenne de 10 plantes par lot et écart type de la moyenne (e. t. m).

RESULTATS ET DISCUSSIONS

La photomodulation de l'allongement des tiges dans les plantes étiolées pose encore un certain nombre de problèmes. Dans le matériel vert, les travaux sont encore moins nombreux.

Avant d'aborder notre étude sur des plantes vertes, nous avons examiné le comportement des plantes utilisées dans quelques conditions de culture. Une attention particulière a été portée aux cinétiques de croissance.

1 - Caractérisation des systèmes expérimentaux

a - Vitesse d'allongement des entrenœuds au cours d'une journée

Pour des plantes de Chenopodium polyspermum cultivées en condition constante de température (22°C) mais en alternance de 9 h de lumière trophique et de 15 heures d'obscurité, l'allongement des entrenœuds se fait essentiellement durant la période d'obscurité (Fig. 5). Ceci confirme des expériences anciennes montrant que la croissance des tiges de nombreuses plantes vertes caulescentes est plus forte à l'obscurité qu'à la lumière (Went, 1941).

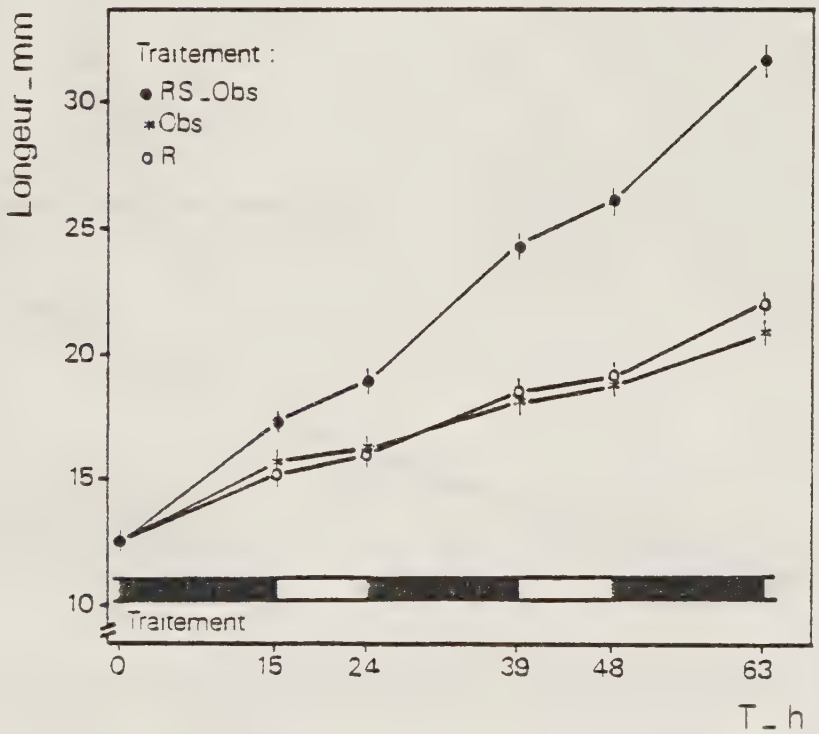


Fig. 5 - Allongement du 4e entrenœud du Chenopodium polyspermum sous divers régimes de lumière. Toutes les plantes reçoivent 9 heures d'éclairement trophique suivies pendant 15 heures soit d'obscurité (*), soit de lumière R (0, 5 Wm^{-2}) (o), soit de 1 heure de lumière RS standard (12, 5 Wm^{-2}) et de 14 heures d'obscurité (•). Moyenne de 20 plantes $\pm$ 1 écart type de la moyenne.

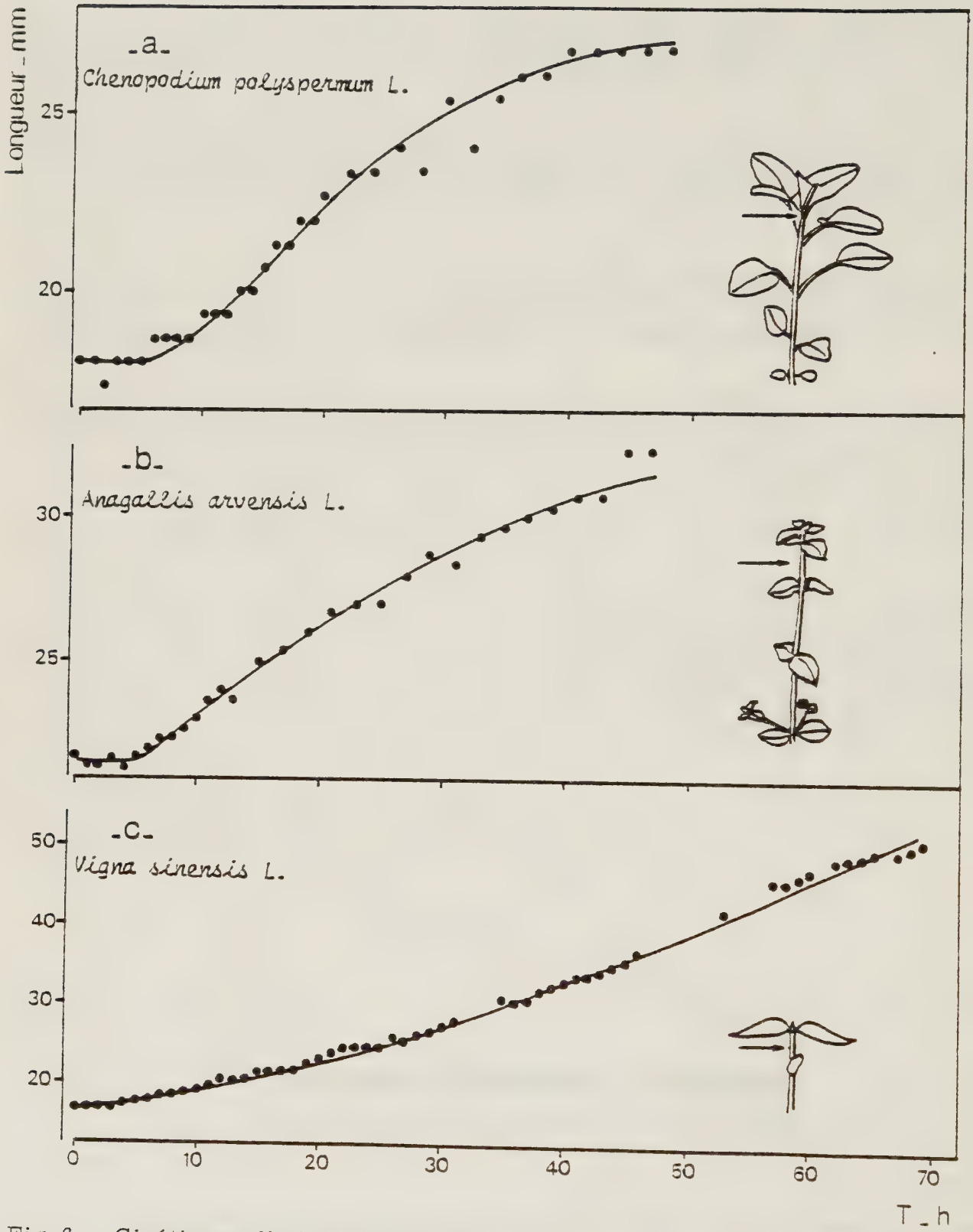


Fig. 6 - Cinétiques d'allongement à l'obscurité continue des entrenœuds de Chenopodium polyspermum (a), Anagallis arvensis (b), Vigna sinensis (c). To : fin de la période trophique précédente. L'allongement des entrenœuds est suivi par la méthode cinématographique infra-rouge. La flèche portée sur les schémas des plantes indique l'entrenœud mesuré.

Par la méthode cinématographique infra-rouge (cf. Matériels et Méthodes), la cinétique d'allongement du 4e entrenœud du Chenopodium polyspermum a pu être tracée pour la période d'obscurité (Fig. 6a). L'allongement est très faible ou nul durant les 5 ou 6 premières heures d'obscurité. Après cette période de latence, la vitesse d'allongement augmente pendant le reste de la période de 15 heures d'obscurité. Si l'obscurité est maintenue au-delà des 15 heures normales, la vitesse d'allongement atteint un maximum après environ 15-20 heures d'obscurité. La vitesse d'allongement se maintient ensuite constante pendant quelques heures, puis diminue lentement pour devenir nulle après environ 40 heures d'obscurité.

Des résultats similaires ont été obtenus pour l'allongement des entrenœuds de l'Anagallis arvensis (Fig. 6b) et pour le 1er entrenœud du Vigna sinensis (Fig. 6c). Les cinétiques sont globalement identiques mais les durées des diverses phases diffèrent d'une espèce à l'autre. La différence la plus marquante est la très longue période durant laquelle la vitesse d'allongement est constante pour le 1er entrenœud du Vigna sinensis. Cette caractéristique nous a fait choisir cette plante pour les études cinétiques qui seront entreprises ultérieurement. Les paramètres précis de la cinétique d'allongement à l'obscurité de l'entrenœud du Vigna sinensis ont été déterminés (Fig. 7 ; tableau 4).

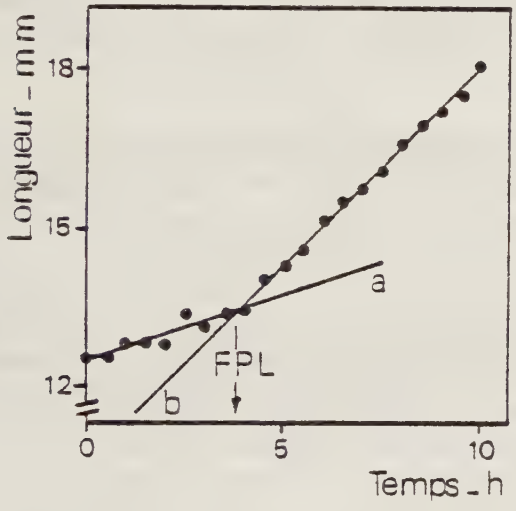


Fig. 7 - Calcul des paramètres de la cinétique d'allongement à l'obscurité du 1er entrenœud du Vigna sinensis, suivi par la méthode cinématographique infra-rouge. FPL : fin de la phase de latence ; pente de la droite a : vitesse moyenne d'allongement pendant la phase de latence ; pente de la droite b : vitesse moyenne d'allongement entre FPL et la 10e heure d'obscurité.

Tableau 4 : Paramètres de la cinétique d'allongement à l'obscurité du 1er entrenœud du Vigna sinensis, suivie par la méthode cinématographique infra-rouge. Le calcul des paramètres est illustré dans la Fig. 7. F.P.L = fin de la phase de latence. Lumière RS standard, 30 Wm^{-2}.

	vitesse en $mm\ h^{-1}$		durée de la phase de latence (h)
	pendant la phase de latence	entre FPL et la 10e heure	
Obs	0,13 ± 0,03	0,52 ± 0,05	3,6 ± 0,3
20'RS - Obs	0,22 ± 0,03	0,87 ± 0,04	3,4 ± 0,2
Δ	S 0,05	HS 0,01	NS

b - Réponses induites par la lumière blanche

b. 1 - Effet d'un éclairement en lumière RS donné en début de la période d'obscurité sur l'allongement des entrenœuds

Un éclairement en lumière RS en début de la période journalière d'obscurité stimule la croissance du 4e entrenœud du Chenopodium polyspermum (Fig. 5) ; l'effacement, au moins partiel, de cette stimulation par la lumière R, désigne le phytochrome comme photorécepteur (tableau 1 dans Planta, 145, page 36) (Obs, ΔL mm = 14, 6 $\pm$ 0, 2 ; 1 h RS - Obs, ΔL mm = 32, 0 $\pm$ 2, 4 ; 1 h RS - 20 min R - Obs, ΔL mm = 21, 4 $\pm$ 1, 5). Les entrenœuds des plantes recevant la lumière RS ont un allongement environ deux fois plus important que les entrenœuds des plantes ne le recevant pas (Fig. 5). L'allongement des entrenœuds durant la période d'éclairement blanc semble plus rapide dans les plantes dont l'allongement a été stimulé pendant la période d'obscurité (traitement : 1 h RS standard - 15 h obscurité ; Fig. 5). Cet effet n'est peut-être qu'apparent : pour les mesures, le point de repère marquant le bas de l'entrenœud est l'angle formé par la tige principale et la tige axillaire ; la croissance en épaisseur de ces axillaires diminue donc la longueur mesurée des entrenœuds, en la diminuant d'autant plus que la croissance des axillaires est importante ; le traitement RS inhibe la croissance des axillaires et tend donc à augmenter la longueur mesurée de l'entrenœud.

Des résultats similaires ont été obtenus pour la stimulation de l'allongement des entrenœuds de l'Anagallis arvensis (Fig. 12) et du Vigna sinensis (tableau 5).

Tableau 5 : Effets de divers traitements de lumière donnés au début d'une période de 24 heures d'obscurité sur la croissance du 1er entrenœud du Vigna sinensis à l'obscurité. Les plantes étaient au préalable en lumière continue. Des lettres différentes en indice dans une même colonne signifient que la différence entre les moyennes est statistiquement significative au seuil 0, 01 (test de comparaison multiple de moyennes de Duncan ; Dagnelie, 1969).

	Lmm	MMF mg/plante	MMS mg/plante
To	12, 8 $\pm$ 0, 2 ^{a}	11, 3 $\pm$ 0, 2 ^{a}	1, 11 $\pm$ 0, 02 ^{a}
24 h Obs	27, 0 $\pm$ 0, 4 ^{b}	35, 6 $\pm$ 0, 6 ^{b}	2, 16 $\pm$ 0, 03 ^{b}
RS* - 24 h Obs	33, 2 $\pm$ 0, 5 ^{c}	47, 3 $\pm$ 1, 2 ^{c}	2, 67 $\pm$ 0, 05 ^{c}
RS - R** - 24 h Obs	26, 6 $\pm$ 0, 5 ^{b}	35, 6 $\pm$ 7, 2 ^{b}	2, 23 $\pm$ 0, 03 ^{b}

* 20 min RS à 30 Wm^{-2}
** 20 min R à 1 Wm^{-2}

Les éclairements en lumière RS en début de la période d'obscurité ne modifient pas la durée de la période de latence avant le début de l'augmentation de la vitesse d'allongement. Ceci a été observé pour le Chenopodium polyspermum (comparaison de la Fig. 6a et de la Fig. 8) comme pour le Vigna sinensis (tableau 4). Par contre, les vitesses d'allongement pendant et après la période de latence sont significativement augmentées (tableau 4).

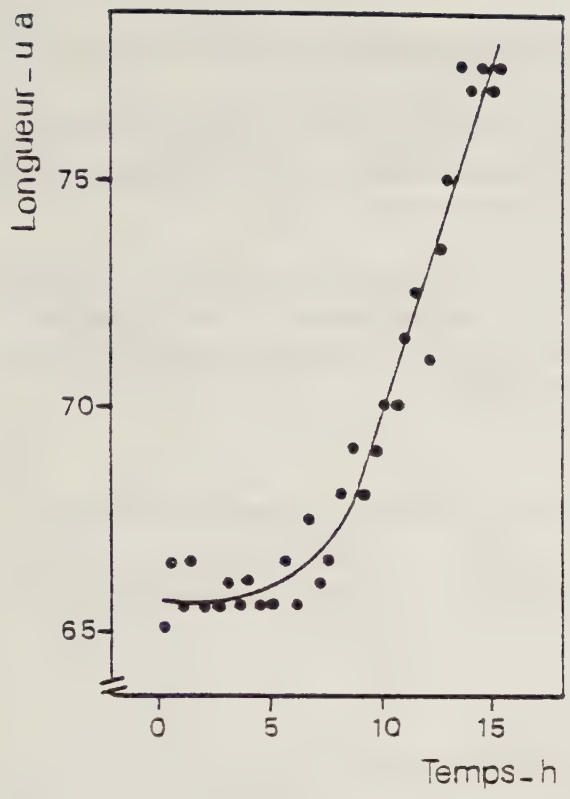


Fig. 8 - Cinétique de l'allongement du 3e entrenœud d'un Chenopodium polyspermum pendant une période de 15 heures d'obscurité suivant l'éclairement trophique. La plante a reçu 15 min de lumière RS standard au temps t_0 puis 15 h d'obscurité (d'après Lecharny et Jacques, 1974).

b. 2 - Courbe de réponse à la dose de lumière RS

Pour le Chenopodium polyspermum, la saturation pour l'effet de la lumière RS en début d'obscurité est obtenue à $3,3\ 10^4$ Jm^{-2}, c'est-à-dire après environ 45 minutes d'éclairement à 12,5 Wm^{-2} ou 6 min à 91,5 Wm^{-2} (Fig. 9). La loi de réciprocité de Bunsen-Roscoe est vérifiée pour des doses de lumière allant de 0 à la valeur de saturation. Pour des éclairements en lumière RS à 12,5 Wm^{-2} d'une durée supérieure à une heure, la loi de réciprocité n'est plus vérifiée et la durée d'éclairement prend de l'importance per se et non plus seulement par la dose de lumière qu'elle implique. Cette seconde réponse ne représente que 30 % de la stimulation obtenue après 6 min de RS à 91,5 Wm^{-2}. Tout effet thermique peut être repoussé (tableau 3).

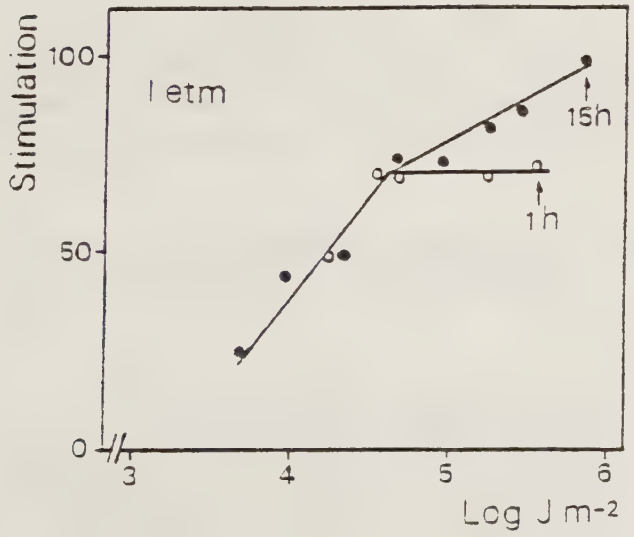


Fig. 9 - Stimulation par la lumière RS de l'allongement du 4e entrenœud du Chenopodium polyspermum en fonction de la dose de lumière RS ; • : 12,5 Wm^{-2}, o : 91,5 Wm^{-2}. Les traitements sont donnés immédiatement après la période d'éclairement trophique de 9 heures. A titre indicatif, la durée d'éclairement est donnée pour deux points.

b. 3 - Allongement ou croissance des entrenœuds ?

La stimulation de l'allongement par la lumière RS donnée en début de la période d'obscurité s'accompagne d'une augmentation de la masse de matière fraîche et de la masse de matière sèche de l'entrenœud.

La Fig. 10 montre la relation entre ces 3 paramètres dans le 4e entrenœud du Chenopodium polyspermum. La Fig. 23 et le tableau 5 montrent que cette relation est très étroite dans le 1er entrenœud du Vigna sinensis et peut se mesurer après 24 heures d'obscurité seulement.

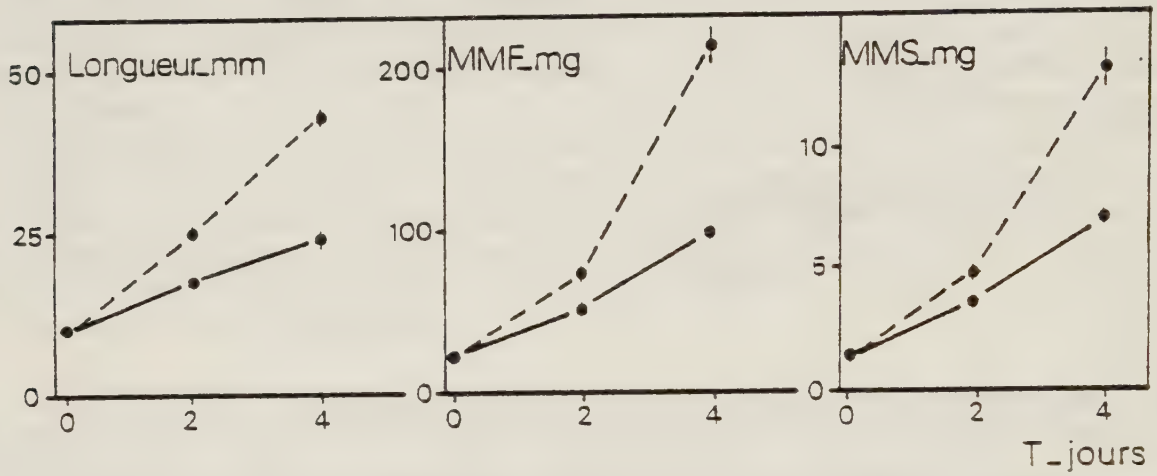


Fig. 10 - Effet de l'éclairement RS standard en début de la période d'obscurité journalière sur la longueur, la masse de matière fraîche (MMF) et la masse de matière sèche (MMS) du 4e entrenœud de Chenopodium polyspermum. En trait plein : 9 h Bl - 15 h Obs ; en tirets : 9 h Bl - 6 min RS - 15 h Obs. L'éclairement en lumière RS est de 60 Wm^{-2}. Moyennes de 15 plantes $\pm$ 1 écart type de la moyenne. (D'après Lecharny et Jacques, 1980b).

Les effets de la lumière RS sur l'allongement des entrenœuds sont donc des effets sur la croissance au sens strict, c'est-à-dire sur l'augmentation irréversible de la masse de matière de l'entrenœud.

Les traitements en lumière RS ont un effet opposé sur la croissance en surface des feuilles. Dans le Vigna sinensis, il y a une corrélation très étroite entre l'inhibition par la lumière RS de la surface, des masses de matière fraîche et de matière sèche (Fig. 23). Comme pour les entrenœuds, il s'agit donc bien d'une réponse de croissance.

c - Réponses "entretenues" par des éclairements complémentaires de 15 heures

c. 1 - Description générale

Les éclairements complémentaires en lumière monochromatique révèlent une relation non linéaire entre la stimulation de l'allongement et les états photostationnaires du phytochrome. Jacques (1969) a montré que pour l'allongement des entrenœuds du Chenopodium polyspermum la réponse augmente

linéairement pour les rapports P_{RS} / P variant de 0, 80 à 0, 03 (Fig. 11).

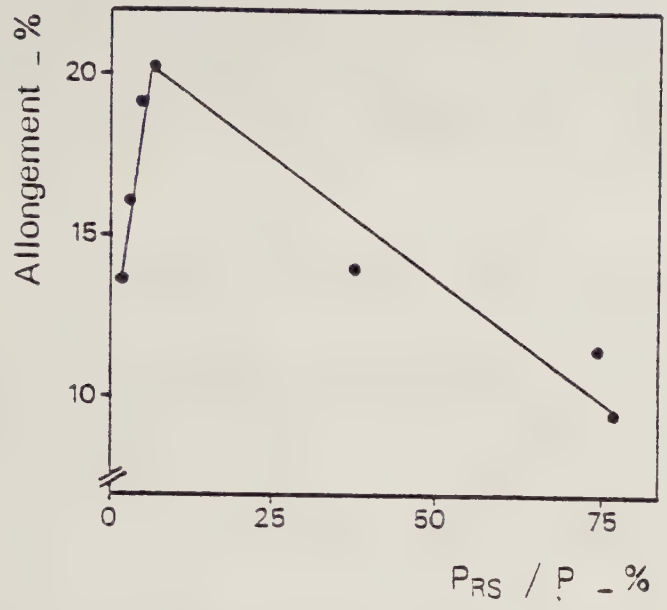


Fig. 11 - Allongement des entrenœuds de Chenopodium polyspermum en fonction des états photostationnaires du phytochrome.
(D'après Jacques, 1969).

En dessous de cette valeur, la réponse diminue. Un éclairement simultané de lumière R et de lumière monochromatique RS à diverses longueurs d'onde déplace le maximum d'action vers les plus grandes longueurs (Jacques, 1969).

De même, la sensibilité spectrale de l'allongement des entrenœuds de l'Anagallis arvensis présente un maximum à 710 nm, c'est-à-dire pour un rapport P_{RS} / P d'environ 0, 03 (Fig. 12).

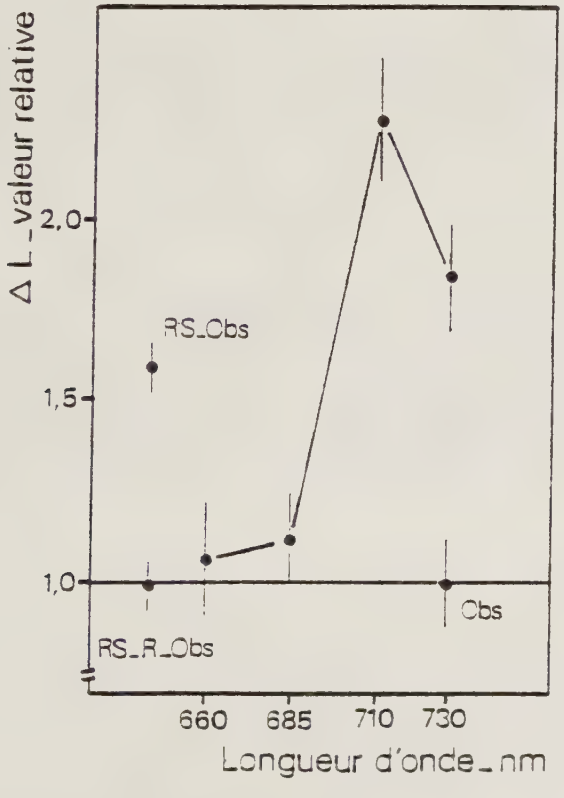


Fig. 12 - Sensibilité spectrale de l'allongement des entrenœuds d'Anagallis arvensis. L'éclairement quantique est de 0, 50 µE $m^{-2}s^{-1}$. Moyenne de 9 à 14 plantes par lot ± l'intervalle de confiance de la moyenne au seuil 5 %.
(D'après Imhoff, Lecharny, Jacques et Brulfert, 1979).

La plus forte stimulation obtenue avec des éclairements en lumière RS standard de longue durée qu'avec un éclairement de quelques minutes en début d'obscurité (cf. paragraphe d.1., page 31) s'explique donc par la présence de lumière de longueur d'onde inférieure à 730 nm dans la source RS standard : le rapport P_{RS} / P établi par cette source dans des plantules d'Avoine étiolées est 0,08 (cf. Matériels et Méthodes, paragraphe 4).

c.2 - Lumière RS

Les éclairements complémentaires de longue durée en lumière RS entraînent donc deux réactions :

. l'une est due à l'abaissement du taux de P_{RS} (ou du rapport P_{RS} / P) durant l'éclairement comparé au taux élevé de P_{RS} à l'obscurité après l'éclairement trophique : le résultat est la suppression de l'inhibition de l'allongement exercée par le P_{RS} (réponse induite).

. l'autre est due au maintien d'un rapport P_{RS} / P faible mais non nul, dont l'action stimule l'allongement des tiges (réponse entretenue).

Il existe donc dans les plantes vertes une réaction, mesurée par l'allongement des entrenœuds, entretenue par la lumière RS (HIR). Le verdissement entraînerait une inversion de réponse des entrenœuds aux éclairements prolongés : la lumière RS inhibant l'allongement des tiges dans les plantes étiolées, cet effet s'annulant au cours du verdissement (cf. Introduction), enfin dans les plantes vertes la lumière RS stimule l'allongement. Dans les mêmes conditions, la lumière B-Violette stimule, bien que moins fortement, l'allongement des entrenœuds du Chenopodium polyspermum (Jacques, communication personnelle). De telles inversions d'effet d'un même traitement de lumière ont été observées au cours des différentes phases de l'allongement des tiges de plantes étiolées (Roesel et Haber, 1963) (Häker et al., 1964) et des plantes vertes (Gotô et Suzuki, 1980). Il est intéressant de constater que dans le matériel étiolé, la croissance des zones les plus jeunes des hypocotyles et des coléoptiles est stimulée par la lumière RS tandis que la croissance des zones les plus âgées est inhibée. Par contre, la sensibilité des diverses zones des hypocotyles des plantes vertes est inversée. Notons par ailleurs que les relations interorganiques modifient la sensibilité et le sens de la réponse à un traitement de lumière. Ainsi, la lumière R inhibe la croissance de coléoptiles ou d'épicotyles intacts sur la plante mais stimule la croissance de segments excisés (Pjon et Furuya, 1971) (Mertz et Lutz, 1973). Le verdissement, en modifiant les relations interorganiques dans la plante, pourrait jouer le même rôle qu'une excision. Le stade physiologique des cellules des tiges conditionnerait donc la réponse sans qu'il soit nécessaire de faire appel à un mode d'action du phytochrome différent de celui invoqué pour l'HIR des jeunes plantes étiolées.

c.3 - Lumière R

Les éclairements prolongés en lumière R se montrent sans effet sur l'allongement des entrenœuds quand ils sont donnés en remplacement de la période nocturne (Chenopodium polyspermum [Fig. 5] et Anagallis arvensis [Fig. 12]). Ces résultats sont en apparente contradiction avec ceux présentés assez souvent dans la littérature. Il est en effet généralement montré que de tels éclairements en lumière R, ou des interruptions de la nuit longue par 1 h de lumière blanche de type fluorescent, stimulent la croissance des tiges

(Downs et al., 1957) (Vince, 1965) (Vince-Prue, 1977) (Frankland et Letendre, 1978) et des pétioles de feuille (Vince et al., 1976) des plantes vertes. La stimulation faible en début de nuit est maximale vers le milieu de la nuit. Cependant, la durée des expériences est à prendre en considération. Dans le cas d'expériences de longue durée, au cours desquelles l'entrenœud est traité depuis un stade très jeune jusqu'à sa taille finale, la lumière R ou les interruptions de nuit stimulent l'allongement. Par contre, dans nos expériences, dont la durée est limitée, l'effet de la lumière R étant mesuré après 1, 2 ou 3 jours seulement, aucune stimulation n'est obtenue. La stimulation observée après traitement en lumière R ou les interruptions de nuit s'explique aisément par la très forte stimulation de la synthèse des chlorophylles par ces éclairements (Satter et Wetherell, 1968 b) et par les autres modifications observées dans la morphologie et le métabolisme des plantes pouvant entraîner une augmentation de l'activité photosynthétique après plusieurs jours de traitement (voir Introduction, pages 10 et 11). Ceci se traduit par une augmentation non spécifique de croissance de toutes les parties de la plante. Les feuilles ont même leur croissance plus fortement stimulée que les tiges (Satter et Wetherell, 1968b) (Frankland et Letendre, 1978). La stimulation de l'allongement des tiges par la lumière R ou les interruptions de nuit est donc un effet indirect dans les plantes vertes. Le pigment photorécepteur de cette réaction pourrait être la protochlorophylle (Satter et Wetherell, 1968b) dont la photoréduction est une étape limitante de la synthèse des chlorophylles. Des éclairements faiblement énergétiques en lumière R sont suffisants pour assurer cette photoréduction ; de plus, la synthèse des chlorophylles dans certaines espèces présente un rythme de sensibilité à la lumière au cours des périodes d'obscurité (Satter et Wetherell, 1968b) (Vince et al., 1976). L'accumulation de chlorophylle est plus importante si l'éclairement est donné durant la deuxième partie de la nuit.

Il apparaît donc que les expériences présentées à l'appui du rôle de la longueur du jour sur l'allongement des tiges ne montrent que l'effet indirect des traitements utilisés via la photosynthèse et nos résultats montrent qu'au contraire la longueur du jour n'a pas d'effet direct.

c. 4 - Utilisation des éclairements de 15 heures

Les réponses aux éclairements prolongés sont donc plus difficiles à interpréter que les éclairements brefs. Cependant, ils seront utilisés chaque fois que des expériences de plus de 3 jours seront faites avec le Chenopodium polyspermum. En effet, cultivées en 9 h Bl - 15 h RS standard, ou en 9 h Bl - 15 h R, les plantes demeurent végétatives pendant toute la durée de l'expérience tandis que les plantes cultivées en 9 h Bl - RS - 15 h Obs ou en 9 h Bl - 15 h Obs fleurissent très rapidement. Dans ces expériences, le lot témoin est constitué des plantes cultivées en 9 h Bl - 15 h R puisque la croissance de ces plantes est très semblable à celle des plantes cultivées en 9 h Bl - 15 h Obs, au moins pendant 3 jours (Fig. 5).

c. 5 - Développement complet du 4e entrenœud et de la 4e paire de feuilles du Chenopodium polyspermum

La 4e paire de feuilles et le 4e entrenœud ont leurs périodes de croissance simultanées (Fig. 13).

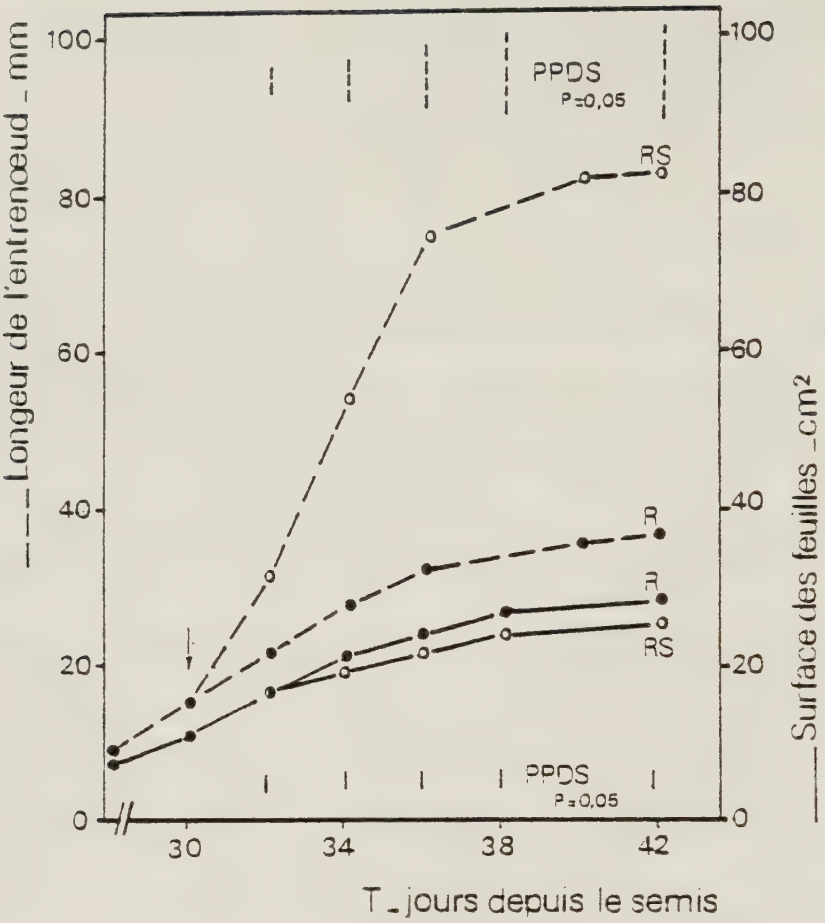


Fig. 13 - Croissance de la 4e paire de feuilles et du 4e entrenœud du Chenopodium polyspermum soumis à divers traitements de lumière : o, 9 h Bl - 15 h R et o : 9 h Bl - 15 h RS. ↓ : début du traitement 9 h Bl - 15 h RS ; au préalable, toutes les plantes étaient en 9 h Bl - 15 h R. Moyennes de 12 plantes par traitement.

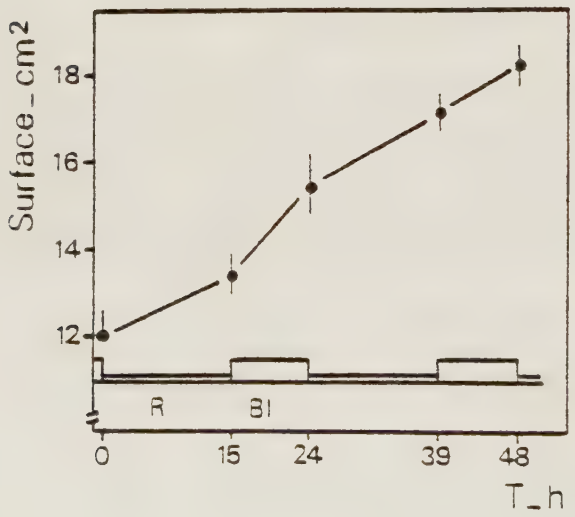


Fig. 14 - Croissance en surface de la 4e paire de feuilles du Chenopodium polyspermum en alternance de lumière blanche (140 Wm^{-2}) et de lumière R (0, 3 Wm^{-2}).

La modification de l'état photostationnaire du phytochrome durant la période de 15 heures suivant les 9 heures d'éclairement trophique module la vitesse de croissance de l'entrenœud ou des feuilles mais ne change pas la durée de leur croissance : il en résulte des dimensions finales d'organe différentes (Fig. 13). L'effet de la lumière RS sur la croissance en surface des feuilles est une inhibition : c'est donc un effet opposé à celui observé sur l'allongement des entrenœuds. Cet effet est très faible ; ceci s'explique par le fait que, à l'inverse de l'allongement des entrenœuds, la croissance en surface des feuilles se fait préférentiellement au cours de la journée (Fig. 14) ; les traitements nocturnes n'affectent donc qu'une plus faible proportion de la croissance journalière. Le deuxième jour, aucune accélération de la vitesse de croissance des feuilles, comparée à la vitesse de croissance à l'obscurité, n'a été observée à la lumière bien que la croissance en surface des feuilles ne soit pas terminée. Ceci s'explique par l'inhibition de plus en plus forte qui est provoquée par les nombreuses manipulations des plantes que nécessitent les mesures de la surface des feuilles (cf. Matériels et Méthodes). L'inhibition de croissance par le toucher, qui peut aller jusqu'à induire des déformations et des nécroses dans les feuilles, a aussi été observée avec les tiges et les entrenœuds du Chenopodium polyspermum et du Vigna sinensis et explique les différences entre les cinétiques obtenues par la méthode cinématographique et par la méthode auxanométrique (capteurs de déplacement) (Fig. 21). De tels résultats ont été décrits pour un grand nombre d'espèces différentes (Salisbury, 1963) (Baillaud, 1967) (Boyer, 1967) (Neel et Harris, 1971) (Turgeon et Webb, 1971) (Jaffe, 1973, 1976) (Mitchell et al., 1975) (Beardsell, 1977).

c. 6 - Transferts de 9 Bl - 15 R en 9 Bl - 15 RS et réciproquement

Ces expériences de transfert montrent que dans le Chenopodium polyspermum la lumière RS agit sur les feuilles (Fig. 15) et sur l'entrenœud (Fig. 16) même à un stade avancé de leur croissance. De plus, la lumière RS n'agit que durant le traitement. Après 2 ou 4 jours de traitement, le transfert de 9 Bl - 15 RS en 9 Bl - 15 R rétablit une vitesse de croissance égale à celle des plantes n'ayant pas été traitées en lumière RS.

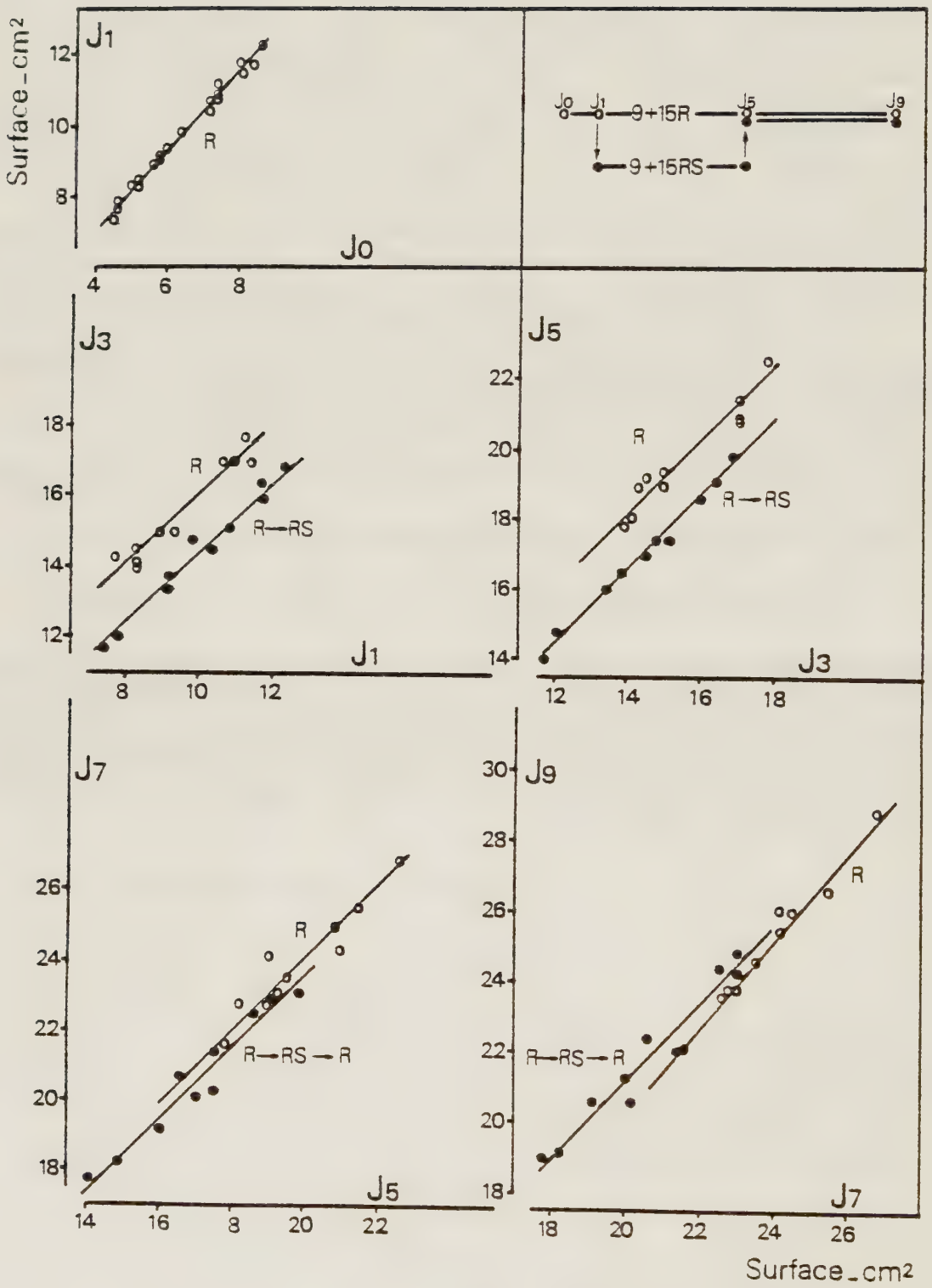


Fig. 15 - Effets du transfert des plantes de 9 h - 15 R en 9 h - 15 RS sur la croissance en surface de la 4e paire de feuilles du Chenopodium polyspermum. Les droites sont obtenues par la méthode des moindres carrés.

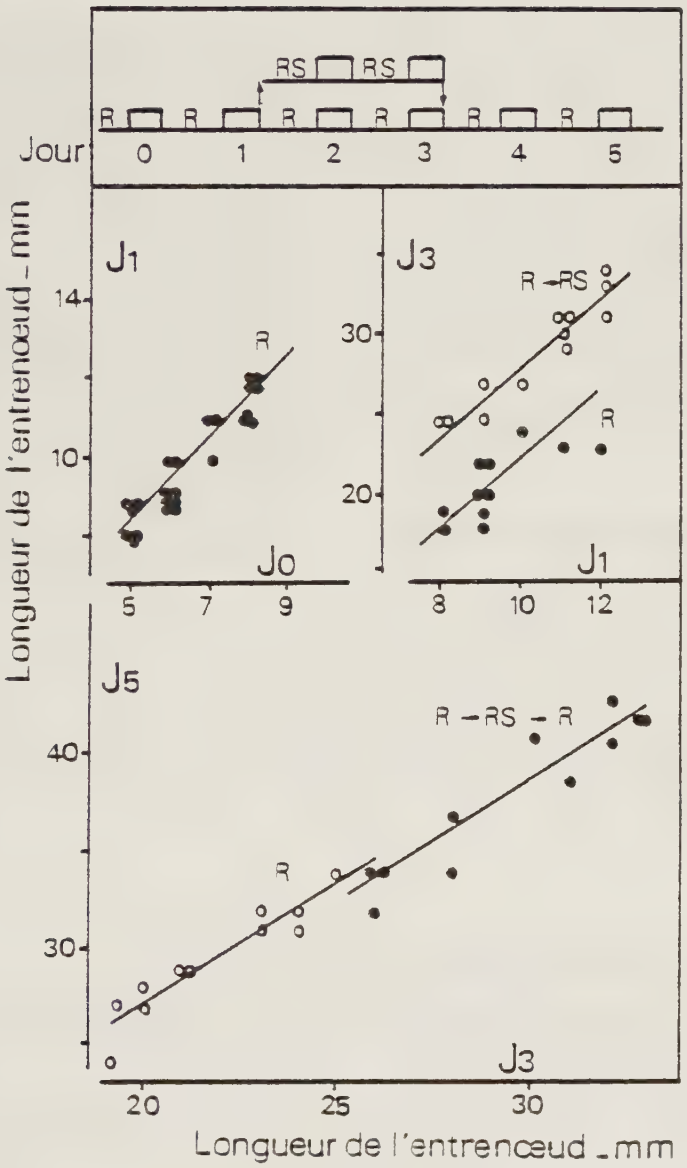


Fig. 16 - Effets du transfert des plantes de 9 h - 15 R en 9 h - 15 RS sur l'allongement du 4e entrenœud du Chenopodium polyspermum.

c. 7 - Traitements en lumière RS et croissance cellulaire dans le 4e entrenœud du Chenopodium polyspermum

Les études histologiques (Fig. 17) montrent que quelque soit le traitement, c'est-à-dire 9 Bl - 15 Obs, 9 Bl - RS - 15 Obs, 9 Bl - 15 R, 9 Bl - 15 RS, il n'y a plus de division cellulaire dans l'épiderme d'entrenœuds plus grands que 10 mm. Avec ces différents régimes de lumière, les divisions cellulaires cessent dans la moelle quand les entrenœuds atteignent environ 25 mm. Avant ce stade, la longueur moyenne des cellules augmente malgré les divisions cellulaires.

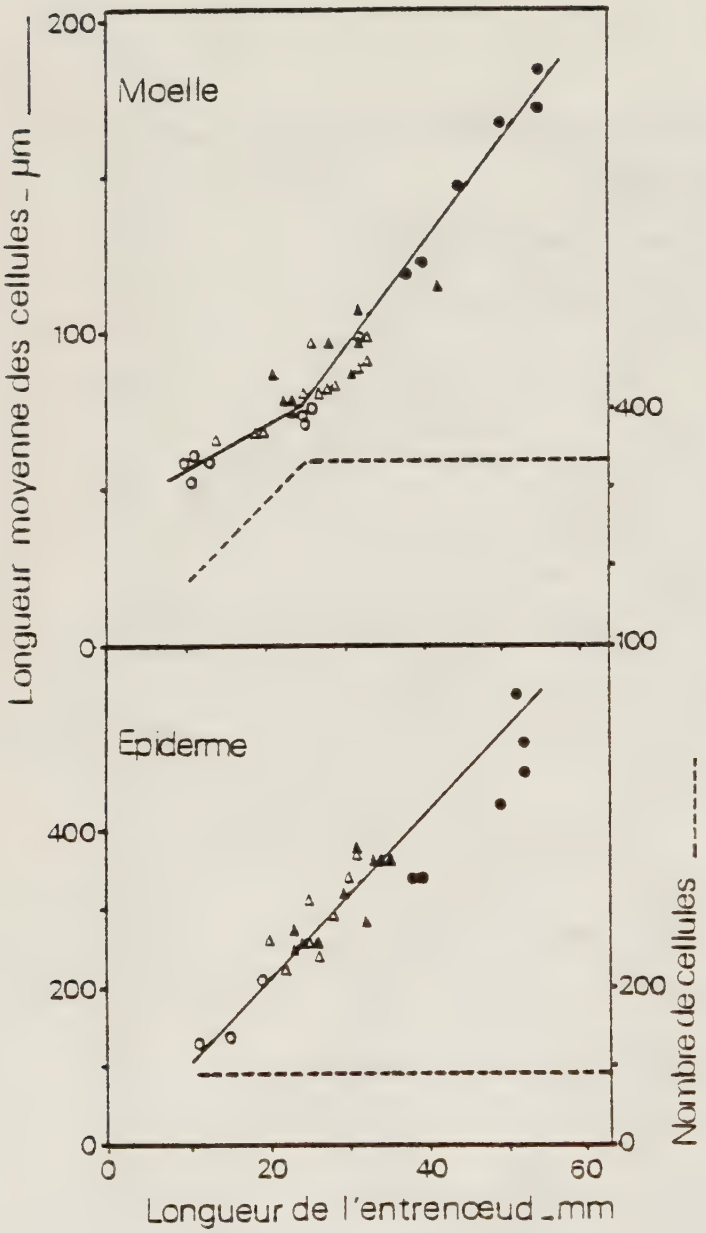


Fig. 17 - Effets de divers traitements de lumière sur la longueur et le nombre des cellules dans le 4e entrenœud du Chenopodium polyspermum. Les longueurs moyennes et les nombres moyens des cellules sont portés contre la longueur de l'entrenœud. Le nombre de cellules est le nombre de cellules estimé dans une colonne allant du haut en bas de l'entrenœud. o, 9 Bl - 15 R ; ▲, 9 Bl - RS - 15 D ; △, 9 Bl - 15 D ; ●, 9 Bl - 15 RS. (D'après Lecharny, 1979).

d - Conclusions

d.1 - Les photoréponses

L'allongement des entrenœuds de plantes cultivées dans des conditions normales d'alternance de lumière et d'obscurité est donc soumis à au moins deux inhibitions provoquées par la lumière. En lumière blanche continue, et à éclairement énergétique élevé, c'est-à-dire durant l'éclairement trophique, l'allongement des entrenœuds est photoinhibé. Par ailleurs, à l'obscurité, la plante est soumises à une inhibition induite par la lumière blanche via le phytochrome.

Le passage des plantes de l'éclairement blanc trophique à l'obscurité lève la photoinhibition, la vitesse d'allongement des entrenœuds augmente. Cependant, au début de l'obscurité, le phytochrome est principalement sous la forme P_{RS} qui inhibe (directement ou par l'intermédiaire du rapport P_{RS} / P) l'allongement des tiges durant la période d'obscurité - bien que moins fortement que la lumière blanche : c'est l'inhibition induite. La cinétique d'allongement à l'obscurité, qui comprend d'abord la phase de latence puis l'accélération progressive de la croissance, ne peuvent pas être expliquées par la cinétique d'une éventuelle disparition du P_{RS} à l'obscurité (cf. Introduction, page 2). Nous verrons en effet que, dosé indirectement par mesure de l'action de la lumière RS sur l'allongement des entrenœuds (pages 92, 95), le P_{RS} apparaît comme très stable à l'obscurité dans les plantes vertes. De plus, si le maintien du P_{RS} pendant quelques heures était responsable de la phase de latence, la lumière RS donnée en début d'obscurité supprimerait la phase de latence, ce qui est contraire à nos observations (tableau 4 et Fig. 8).

De même, la présence d'une quantité élevée de P_{RS} (ou un rapport P_{RS} / P élevé) pendant l'éclairement trophique ne suffit pas à expliquer la photoinhibition par la lumière blanche. En effet, en 9 h Bl - 15 R, la vitesse de l'allongement augmente considérablement après le passage de la lumière blanche à la lumière rouge de faible éclairement énergétique (Fig. 5). Or la lumière R maintient un état photostationnaire élevé pendant au moins plusieurs heures. La photoinhibition implique donc soit unautre mode d'action du phytochrome (photoconversion cyclique, par exemple), soit l'action d'un ou d'autres systèmes pigmentaires.

d.2 - Le matériel végétal

A la suite de ces études préliminaires, nous disposons donc, avec le Chenopodium polyspermum, d'un système constitué d'une plante déjà bien développée dont l'entrenœud étudié est à un stade avancé de sa croissance puisque l'allongement cellulaire y est le phénomène prépondérant. Cette plante répond fortement au traitement en lumière RS donné en début d'obscurité et présente une anatomie très pratique pour les expériences de localisation par des éclairements sélectifs de certaines parties de la plante. Les études comparatives entreprises sur l'Anagallis arvensis ont montré que les résultats peuvent être généralisées et ne dépendent pas des exigences photopériodiques de la plante vis-à-vis de la floraison. En effet, l'Anagallis arvensis est une plante de jours longs absolue et le Chenopodium polyspermum une plante de jours courts préférante.

Avec le Vigna sinensis, nous avons un système dont la vitesse de croissance est très rapide et constante pendant de nombreuses heures. Le Vigna sinensis se prête ainsi très bien à la mesure en continu de l'allongement avec des capteurs de déplacement. Cette plante répond de la même manière que les deux précédentes aux divers traitements de lumière.

e - Présentation de la suite du travail

Les travaux effectués dans la suite de ce travail concernent les différents aspects de régulation par la lumière de l'allongement des entrenœuds des plantes vertes cultivées en alternance jour-nuit.

Les points suivants ont été abordés :

. Les sites de photoréception de la lumière RS et l'influence de l'éclairement trophique sur l'inhibition induite par la lumière blanche et se déroulant ensuite à l'obscurité ont été établis. Le rôle éventuel du phytochrome sur la répartition des substrats dans la plante sera discuté.

. La photoinhibition par la lumière blanche : les cinétiques d'installation et de levée de l'inhibition ont été enregistrées ; la sensibilité spectrale et les sites photorécepteurs ont été recherchés ; enfin, des expériences d'enrichissement de la lumière blanche par de la lumière RS ont été faites afin de rechercher le rôle éventuel du phytochrome dans cette photoinhibition.

. Enfin, un marqueur biochimique de la croissance a été recherché dans les acides gras de l'entrenœud.

2 - L'inhibition induite via le phytochrome

L'allongement des tiges des plantes cultivées en alternance de lumière et d'obscurité est donc sous la dépendance du phytochrome durant la période journalière d'obscurité. Les caractéristiques de ce contrôle ont été étudiées par plusieurs auteurs. Dans tous les travaux par lesquels les organes récepteurs de la lumière RS donnée en début d'obscurité avaient été recherchés, l'entrenœud en croissance s'est révélé, au moins partiellement, photorécepteur.

Le rôle photorécepteur des feuilles, souvent déduit des résultats, n'avait pas encore été l'objet d'études systématiques dans les plantes cultivées à la lumière bien que l'existence de réactions interorganiques entre feuilles photoréceptrices et tiges réactives ait été démontrée dans les jeunes plantes étiolées.

a - Les sites de photoréception

Article publié dans Planta, 145, 405-409 (1979)

a.1 - L'entrenœud est-il un organe récepteur de la lumière RS ?

a.2 - Les autres organes récepteurs de la lumière RS

a.3 - Etudes histologiques

Planta 145, 405–409 (1979)

Planta
© by Springer-Verlag 1979

Phytochrome and Internode Elongation in *Chenopodium polyspermum* L. Sites of Photoreception

A. Lecharny
Laboratoire du Phytotron, C.N.R.S., F-91190 Gif-sur-Yvette, France

Abstract. The elongation of the fourth internode of 'fully green' *Chenopodium polyspermum* L. is modulated by far-red light (FR) given in addition to the main light period. Two different types of organs are responsible for the photoreception of FR producing the end-of-day effect; the stem and the leaves situated just above and below the reacting internode. Photoreversibility can be obtained within certain limits in the two organs. Evidence is presented which shows that in the 'fully green' plant there is an interorgan reaction whose primary reaction is the photoconversion of phytochrome.

Key words: *Chenopodium* – Internode elongation – Photoreception sites – Phytochrome.

Introduction

In 1957, Downs showed that the internode growth in plants illuminated several hours a day was controlled by phytochrome during dark periods. Manipulations of the phytochrome by short exposures at the end of a daily photoperiod (Le Noir, 1967; Kasperbauer, 1971; Lecharny and Jacques, 1974; Garrison and Briggs, 1975; Vince-Prue, 1977) or by night breaks (Downs,* 1957; Satter and Wetherell, 1968a; Lecharny and Jacques, 1974; Vince-Prue, 1977) have demonstrated that inhibition of internode elongation depended on the P_{FR}/P ratio existing at the beginning of the dark period, and that many hours later there was a P_{FR}/P ratio (or a P_{FR} quantity) high enough to inhibit elongation. Cell divisions and cell elongation contributed to the growth of internodes. Far-red light at the beginning of the dark period modified both these components of the growth of *Helianthus* (Garrison and Briggs, 1975) and mainly cellular elongation in *Phaseolus* internodes (Le Noir, 1967). Limited experiments have been undertaken to find out the photoreceptive sites of the end-of-day effect variously attributed to the growing internodes (Downs, 1957; Jose and Schäfer, 1978; Jose and Vince-Prue, 1978), to other parts of shoot system (Lecharny and Jacques, 1974), or to both (Garrison and Briggs, 1975).

In the present study, phytochrome control of elongation of the 4th internode of *Chenopodium polyspermum* L. was investigated under rigidly defined conditions. Only phytochrome action in the 15 h period following the 9 h fluorescent light period of photosynthetic intensity was considered. Internodes elongated mainly during these 15 h. To avoid problems associated with repeated FR irradiation (Satter and Wetherell, 1968b), experiments were terminated after two or three days. The internodes of treated plants were measured at a relatively late stage of their elongation, between about $^1/_3$ and $^2/_3$ of their final length under the present growth conditions. In this situation, FR treatments were given to establish the site(s) for FR reception and the growth component(s) modified at the cellular level.

Materials and Methods

Growth of Plants

Seeds of *Chenopodium polyspermum* L. were germinated at 30° C on moist filter paper in petri dishes in the light. Germinating seeds with the radicle about 5 mm long were selected and planted in vermiculite. Then plants were grown in growth chambers at 22° C and 70% relative humidity and with a photoperiod consisting of a 9 h main-light period and a 15 h low-irradiance R period. R was as described later on and the main light period consisted

Abbreviations and Symbols: D = darkness; FR = far red light; R = red light; P = phytochrome; P_{FR} = phytochrome in the FR absorbing form; 9 + 15 D (or light treatment) = photoperiod of a 9 h main light period followed by 15 h of D (or light treatment)

* lire Downs et al.

0032-0935/79/0145/0405/$01.00

of white light from fluorescent lamps (Sylvania, 'Grolux WS', 140 Wm^{-2} at the top of plants).

Light Treatments and Expression of Results

Seedlings were allowed to develop until a majority of the 4th internodes were about 15 mm long, i.e. one month after sowing. In our experimental conditions, leaves were opposite or almost opposite in arrangement at least up to the 4th nodes. Internodes, nodes, and leaf pairs were conted from cotyledons, number 1 being given to the first organ above the cotyledons. Plants with the 4th internode between 10 and 22 mm long were randomly assigned to different treatments. The lengths of the 4th internodes were measured to the nearest 1 mm, from the upper edge of the 3rd node to the lower edge of the 4th node. In the Figures, the values obtained were called 'length before treatment'. Then experiments were begun: they consisted of a repeated treatment for two consecutive days. Again the lengths of the 4th internodes were measured. Values now obtained were called 'length after treatment' and were individually plotted against 'length before treatment' values in Fig. 2. The regression lines and their confidence limits at 5% level are presented (Snedecor and Cochran, 1971). For clarity the confidence limit is presented only one for treatments 1 and 2 represented in several figures. Such an expression of results has a better resolution than results expressed as mean lengths since the variability of measured parameters before the experiments was taken into account. Each correlation coefficient of the regression lines presented was significant at 1% level. It is important to note that the 'length after treatment' was never the value for fully expanded internodes. Elongation of the 4th internode was the same in plants transferred directly to darkness from the main light period or exposed to 20 min of R prior to darkness. Thus, in all cases, direct transfer was used. In each experiment the minimum number of plants per treatment was twelve and each experiment was repeated at least twice. When possible results of successive repetitions were put together.

Histology

Seedlings were allowed to develop until the 4th internodes were about 10 mm long. Then treatments were begun. Treatments lasted 5 days and some plants were sampled from each treatment daily. The length of each 4th internode was measured. The procedure used was adapted from Garrison and Briggs (1975). – Pith cells: stem segments 3 mm long were excised from the 4th internodes; one in the basal end, one in the central part, and one in the upper end of the internode; median longitudinal slices (thickness from 60 to 100 µm depending on the internode size) of frozen segments were photographed: the length of 20 cells was randomly measured in each region in the direction of the elongating axis: the results of the three regions were joined and the mean cell length in an internode was the mean length of the 60 cells: total cell number per cell line in the whole internode was determined by dividing the mean cell length into the internode length; results were plotted against the internode length. – Epidermal cells: the mean cell length and the total cell number were estimated by the same method as for pith cells but from microscopic observations of epidermal prints made with acetone on a piece of cellulose acetate (Berger et al., 1966). Measured cells were between cell lines involving stomata.

Light Sources

Light sources were the same for all experiments except for selective lighting of internodes. R was from Philips TL15 fluorescent lamps and FR from incandescent light filtered through red and blue rhodoid filters (Altuglass, 3 mm). Irradiance at the top of plants was about 0.5 Wm^{-2} in R and 12.5 Wm^{-2} in FR. This latter source began to emit above 680 nm; about 10% of total radiation was between 680 and 800 nm, and about 0.25% before 700 nm. Estimation of the photostationnary state (P_{FR}/P) established by FR was made with dark grown *Avena sativa* L., according to Jacques (1968). Five millimeter cuvettes were exposed alternatively to the FR source, to a 660 nm light or to a 731 nm light (with no light below 720 nm) respectively for 3, 1, and 4 min. The percentage of P_{FR} was determined by the measurement of absorbance at 730 nm with a dual beam spectrophotometer and was about 8% with the FR source. In control experiments, effects on elongation of a 15 h treatment either with this FR source or with a FR from a spectrograph (Jacques et al., 1964) [λnm between 705 and 720 nm] were compared. There was no significant difference ($P > 0.05$) between the effects of both sources and thus no thermal effect of the FR used on internode elongation. In a preliminary experiment, the response curve at the light fluence was established. The saturation for the end-of-day effect was obtained at 3.3×10^4 Jm^{-2}, i.e. after about 45 min of illumination with 12.5 Wm^{-2}.

For selective lighting of internodes, a glass fiber (Fort 'M.B. 12') was used. One end of this glass fiber was 4 mm in diameter and the other end was divided in 12 small glass fibers each with a diameter of about 1 mm. Light entered at the larger end and each of the small glass fibers was in front of an internode. At the opposite side of internode, the light beam was reflected by a small piece of aluminium foil. In this case, light was from a slide projector lamp filtered through a heat filter and an interference filter (Balzers B40); λmax was 660 nm (IF. 660). Fluence rates measured with a previously calibrated photocell were about 0.5 Wm^{-2} at internode level.

Light quality was checked with an ISCO SR spectroradiometer and relative emissions are given in Fig. 1.

Results

I. The Internode: a Receptor Organ for FR?

This question was approached in two different ways (Table 1). 1. Obscuring the internode during the treatment with FR reduced the growth stimulation: taking into account that an inhibition of about 8% of the total effect was due to the positioning of the screens,

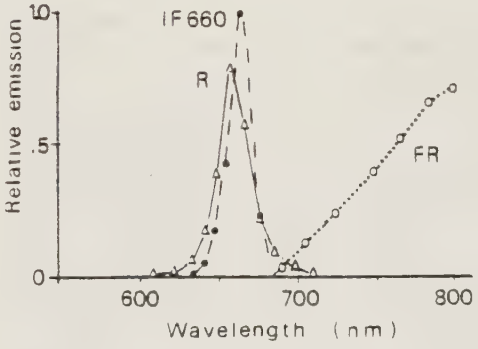


Fig. 1. Relative spectral emissions of light sources used in the experiments

Table 1. Effect of various end-of-day treatments on elongation of the 4th internode. Treatments were given in 3 successive periods of 15 h following the 9 h main light period. There were 12–20 plants per treatment

Treatment	Increase of internode length (M ± 1 SEM, mm)			
	Entire plant	Entire plant + R only on the 4th internode[a]	Entire plant except 4th internode	
			actual value	corrected value[b]
0 FR	14.6 ± 0.2	–	12.7 ± 0.2	14.6
30 min FR	26.4 ± 2.4	22.6 ± 0.7	20.8 ± 0.8	22.5
1 h FR	32.0 ± 2.4	28.9 ± 0.7	23.3 ± 0.7	25.2
1 h FR-20 min R	21.4 ± 1.5	–	–	–

[a] 20 min R immediately following FR

[b] The corrected value is the actual value less the 8% inhibition of elongation due to the positioning of screens

the stimulation by 1 h of FR was diminished by about 40%.

2. If an irradiation with R was given selectively to the internode immediately after the whole plant had been illuminated by FR for 30 min, the elongation of the internode was then equal to that obtained when the internode was obscured.

However the same treatment with R after 1 h of FR gave an elongation of the internode greater than that obtained with the internode obscured. Likewise R on the whole plant after 1 h of FR did not reduce more than 60% of the effect of the stimulation obtained with FR. The removal during 1 h of the inhibition due to the P_{FR} induced, therefore, a stimulation of the elongation which could not be cancelled by reconversion of phytochrome to P_{FR}, for the rest of the period of darkness.

II. Other Receptor Organs for FR

Obscuring the internode during the FR treatment did not fully reduce the growth stimulation. Therefore the remainder of the aerial parts of the plant participated in the reception of FR in an interorgan reaction. 5 min of FR on the entire plant significantly stimulated the elongation of the internode, the photoreversibility was total, but the role of the internode itself as photoreceptor was proportionately very small. This duration of illumination was therefore utilized to obtain information on the precise location of the photoreceptor sites of the interorgan reaction.

The parts of the plant not to be exposed to the FR were protected by horizontal black movable screens. Stems were passed, at the chosen level, through small holes between two adjacent screens. The screens were not supported by the plants but were self-supporting. The light beam was also horizontal and the screens had a small fold; both factors avoided unwanted light under the screens. It has been verified that internode elongation in darkness was not affected by the apparatus. Selective irradiation of the part of the plants above the 4th pair of leaves (plant upper-part) had no effect (Fig. 2A). Elongation of the 4th internodes was increased in plants with which the upperparts and the 4th leaf pairs were irradiated by FR (Fig. 2B). This increase was about $^1/_3$ or $^1/_2$ of the total effect obtained with fully irradiated plants and was not significantly higher when the 4th internodes were also irradiated (Fig. 2C). The same increase in length was obtained with 5 min of FR, at the end of the day, when applied to the 3rd leaf pairs and on all parts of shoot system above

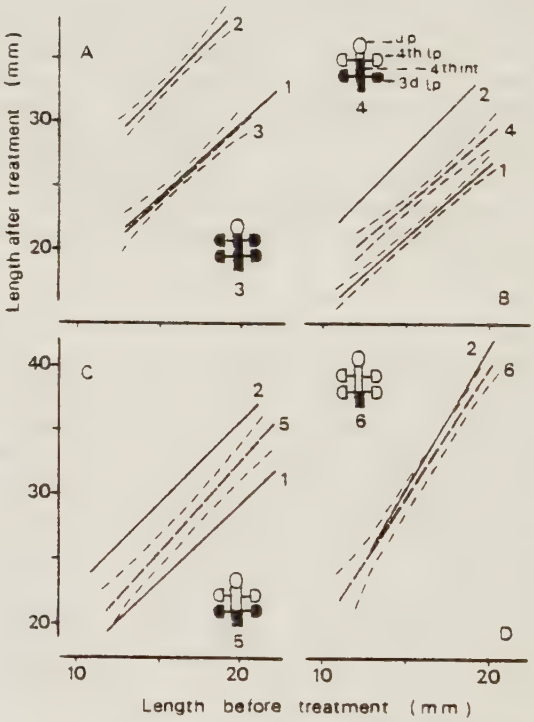


Fig. 2A–D. Effects of end-of-day treatments on increase in length of the 4th internode. Treatments were given in 2 successive periods of 15 h following the 9 h main light period. Treatments of the whole shoot system: 1 = 15 h D; 2 = 5 min FR + 15 h D. Treatments selectively of a part of the shoot system: 3–6 = 5 min FR on part of plants in white in diagrams + 15 h D; plant parts represented in black or not drawn were not irradiated by FR light before darkness. Up = upper part of plants; Lp = leaf pair; Int = internode. There were at least 12 plants in each treatment. Straight lines were obtained by the least squares method (Snedecor and Cochran, 1971) and their confidence limits were calculated at the 5% level

them as with FR illuminating the whole shoot system (Fig. 2D).

III. Histological Studies

In this series of experiments, the treatments of FR at the end of the day have been used for experimental periods of 3 days. For the experimental periods of 5 days, continuous irradiations of R and FR were used. In the short term experiments the internode growth was the same with 9+15D as with 9+15 R. In contrast with 9+15 FR, the internode growth was very strongly stimulated. *Chenopodium polyspermum* L. is a short-day plant for which these treatments inhibited flowering. It was therefore possible to prolong the experimental periods without risk of introducing an eventual interaction between flowering and internode elongation.

Data obtained from histological studies (Fig. 3) indicated that with whatever treatment, there was no cell division in the epidermis of internodes longer than 10 mm. With different light regimes, cell divisions ceased in the pith when internodes were about 25 mm long. FR treatments stimulated internode growth without increasing the total cell number of the pith in mature internodes. Before internodes reached 25 mm, the mean cell length increased in spite of cell divisions. During this period cell elongation played an important role in the growth of the pith.

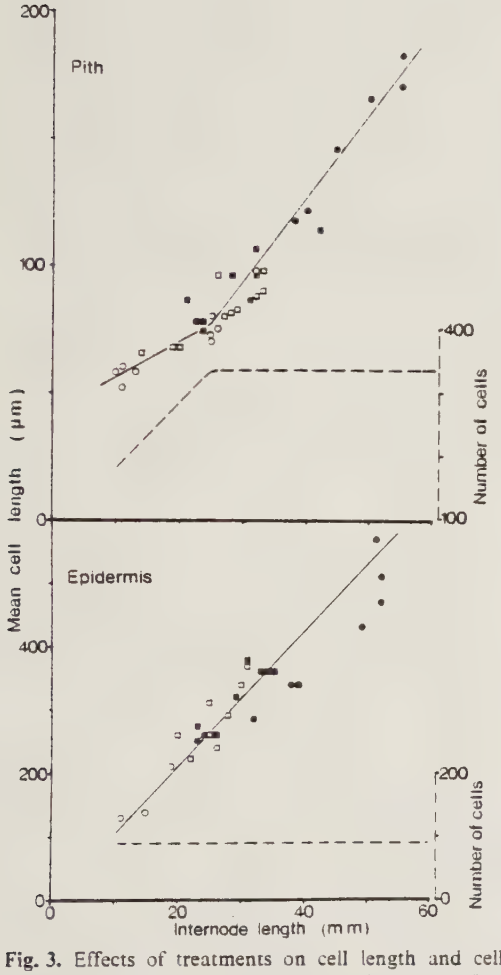


Fig. 3. Effects of treatments on cell length and cell number in the 4th internode of *Chenopodium polyspermum* L. Cell lengths and cell numbers are plotted against internode length. The term 'number of cells' refers to the estimated number in a column extending the length of the internode. Before experiments plants were grown in 9+15R; treatments were initiated when 4th internodes were about 10 mm long; ○=9+15 R; ■=9−15 min FR+15 D; □=9+15 D; ●=9+15 FR

Conclusion

The photoreception sites for brief illuminations with FR at the end of the day are found in two organs of distinct localisations and physiological functions: – the internode, i.e. the reacting organ itself, and the two pairs of leaves just above and below the internode. The effect of the FR is reversed within certain limits in both the leaves and the internode by R. The weak fluence rates used and the reversibility are the two principal criteria that permit the designation of the phytochrome as photoreceptor in the two organs. To the knowledge of the author, this is the first time that the precise location of the interorgan effect of the FR on the elongation of stems has been demonstrated with 'fully green' plants to involve several pairs of leaves. Nevertheless the same type of division of photoreceptor sites in a plant (cotyledons and hypocotyl) has been described for de-etiolated material (Black and Shuttleworth, 1974). It is interesting to note that the photoreceptive sites implicated in the *Chenopodium polyspermum* L. are by their position the photosynthetic organs nearest the growing internode.

References

Berger, A., Fouletier, B., Lück, H.B.: Une technique pour recherches histogénétiques et biométriques. Nat. Monspel. Ser. Bot. **17**, 15–19 (1966)

Black, M., Shuttleworth, J.: The role of the cotyledons in the photocontrol of hypocotyl extension in *Cucumis sativa* L. Planta **117**, 57–66 (1974)

Downs, R.J.*: Photoreversible control of elongation of Pinto beans and other plants under normal conditions of growth. Bot. Gaz. **118**, 199–208 (1957)

Garrison, R., Briggs, W.R.: The growth of internodes in *Helianthus* in response to far-red light. Bot. Gaz. **136**, 353–357 (1975)

Jacques, R.: Etude par spectrophotometrie in vivo de quelques propriétés nouvelles du phytochrome. Physiol. Vég. **6**, 93–116 (1968)

* lire Downs, R.J., Hendricks, S.B., Borthwick, H.A.

Jacques, R., Chabbal, R., Chouard, P., Jacquinot, P.: Mise au point d'un illuminateur spectral à usage biologique. C.R. Acad. Sci. **259**, 1581–1584 (1964)

Jose, A.M., Schäfer, E.: Distorted phytochrome action spectra in green plants. Planta **138**, 25–28 (1978)

Jose, A.M., Vince-Prue, D.: Phytochrome action: a reappraisal. Photochem. Photobiol. **27**, 209–216 (1978)

Kasperbauer, M.J.: Spectral distribution of light in a tobacco canopy and effects of end of day light quality on growth and development. Plant Physiol. **47**, 775–778 (1971)

Lecharny, A., Jacques, R.: Phytochrome et croissance des tiges; variations de l'effet de la lumière en fonction du temps et du lieu de photoperception. Physiol. Vég. **12**, 721–738 (1974)

Le Noir, W.C.: The effect of light on the cellular components of polarized growth in bean internodes. Am. J. Bot. **54**, 876–887 (1967)

Satter, R.L., Wetherell, D.F.: Photomorphogenesis in *Sinningia speciosa*, cv. Queen Victoria. I. Characterization of phytochrome control. Plant Physiol. **43**, 953–960 (1968a)

Satter, R.L., Wetherell, D.F.: Photomorphogenesis in *Sinnigia speciosa*, cv. Queen Victoria. II. Stem elongation: interaction of a phytochrome controlled process and a red-requiring, energy dependent reaction. Plant Physiol. **43**, 961–967 (1968b)

Snedecor, G.W., Cochran, W.G.: Méthodes statistiques, 6e ed. Paris: A.C.T.A. 1971

Vince-Prue, D.: Photocontrol of stem elongation in light-grown plants of *Fushia hybrida*. Planta **133**, 149–156 (1977)

Received 11 May 1978; accepted 1 February 1979

b - Eclairement énergétique durant la journée et effet de la lumière RS donnée au début de l'obscurité

En début d'une période d'obscurité, la lumière RS reçue par le phytochrome des feuilles stimule l'allongement des tiges durant l'obscurité ultérieurement. Il peut donc exister dans la feuille, en fin de photopériode, une interaction entre le niveau des assimilats photosynthétisés durant la photopériode et les réactions contrôlées par le phytochrome des feuilles, mais se déroulant dans d'autres organes, les tiges par exemple.

Article paru dans Planta, 146, 575-577 (1979).

Planta 146, 575–577 (1979)

Planta
© by Springer-Verlag 1979

Phytochrome and Internode Elongation in *Chenopodium polyspermum* L. The Light Fluence Rate during the Day and the End-of-day Effect

A. Lecharny and R. Jacques

Laboratoire du Phytotron, C.N.R.S., F-91190 Gif-sur-Yvette, France

Abstract. The elongation of the fourth internode of fully green *Chenopodium polyspermum* L. is strongly stimulated by far-red light (FR) given at the end of the day. The end-of-day effect is more important when the plants had been cultivated for several days with a main light period of 140 Wm^{-2} than with a main light period of 85 Wm^{-2}. There exists a quantitative relationship between the FR end-of-day effect mediated by phytochrome and the value of the light fluence during the day.

Key words: *Chenopodium* – Day light fluence rate – End-of-day effect – Internode elongation – Phytochrome.

Introduction

The growth of stems of caulescent plants, cultivated in alternating light-darkness, depends on the quality of the light at the end of the day (Downs, 1957). The FR given just before darkness strongly stimulates the lengthening of the internodes. In a preceding article (Lecharny, 1979) experiments leading to determination of the photoreception sites for FR in fully green *Chenopodium polyspermum* L. were discussed. Two different types of organs were designated: the actual internode and the leaves just above and below the internode. The phototransformation of phytochrome is the primary reaction in the two organs. The photosynthetic organs are responsible for 60% of the total effect observed when the entire plants are illuminated. The nature of the signal transmitted between the photoreceptive organs and the reaction site is not known. With the hypothesis that there is a regulation of the transport of trophic substances to the growing internode, the relationship between the value of the energetic fluence of the photosynthetically active radiations (PAR) and the end-of-day effect have been studied.

Abbreviations: D = darkness; FR = far-red light; HWL = white light at 140 Wm^{-2}; LWL = white light at 85 Wm^{-2}; PAR = photosynthetically active radiation; R = red light; WL = white light

Material and Methods

The conditions of illumination to which the plants were submitted between their sowing and the FR treatment have been schematised in Fig. 1. The temperature was 22° C throughout the experiment. At the start of the FR treatment the fourth internode length of the plants was between 10 and 20 mm. The lengths attained at the end of the treatment were never those of fully expanded internodes. The organs were numbered according to their order of appearance after sowing, i.e., the third pair of leaves is the third pair above the cotyledons. The R and FR sources were described previously (Lecharny, 1979). An illumination of 6 min at 60 Wm^{-2} was saturating for the end-of-day reaction. It has been established that the effect observed can not be due to a calorific effect. The two values of PAR fluence rate have been chosen to avoid a significant difference of growth for 9–15 R between the batch given the higher PAR value (140 Wm^{-2}, HWL treatment) and the batch given the lower value (85 Wm^{-2}, LWL treatment). The area of the leaves was measured with the aid of an automatic areameter (Hayashi denkoh Co. Ltd).

Results and Conclusions

The elongation of the fourth internode of the plants in 9–15 D was the same for plants that had been given HWL treatment as for those given LWL treatment. In contrast, after a WL treatment of 5 days there appeared a significant difference in the FR end-of-day effect. The elongation stimulation of the internodes by FR was stronger after a WL treatment at 140 Wm^{-2} than after a WL treatment at 85 Wm^{-2}. The difference increased with the length of the WL treatment (Fig. 2). The light influences the growth

0032-0935/79/0146/0575/$01.00

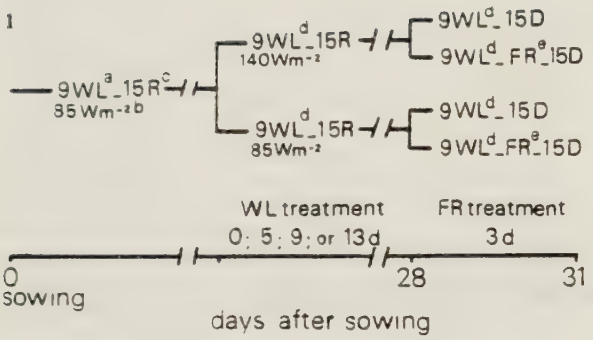


Fig. 1. Experimental sequence of irradiations. a: ATLAS daylight fluorescent lamps and incandescent lamps; b: +15 Wm^{-2} above 700 nm; c: PHILIPS TL 15 fluorescent lamps, 0.3 Wm^{-2}; d: SYLVANIA Grolux WS fluorescent lamps; e: 6 min FR, 60 Wm^{-2}

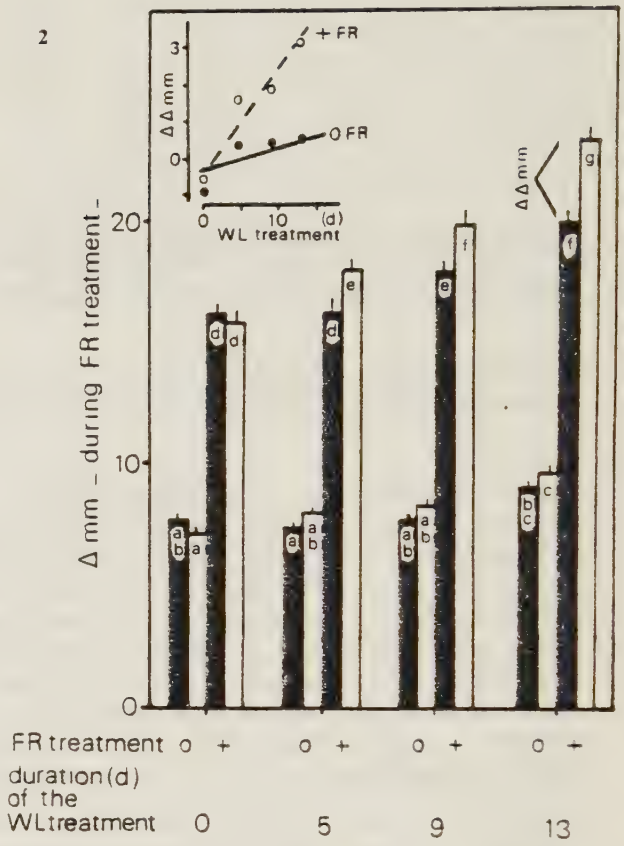


Fig. 2. Effect of fluence rate and duration of the WL treatment on the end-of-day effect measured by the 4th internode elongation. FR treatment was given for 3 consecutive days. FR treatment = o 15 D: +6 min FR + 15 D; ■ LWL treatment, 85 WM^{-2}; □ HWL treatment, 140 Wm^{-2}. Each column represents the average (+1 SEM) of 15 plants; different letters signify that the difference between means is statistically significant at the 0.05 level (Multiple range test of Duncan; Dagnélie, 1969)

of the stems of fully-green plants by at least three processes: 1. by the value of PAR fluence during the day (Grime and Jeffrey, 1965); 2. by the quality of the photosynthetic illumination (Morgan and Smith, 1976); 3. by the state of the phytochrome during the night period (Vince-Prue, 1977). The experiments presented indicate a quantitative relationship between the FR end-of-day effect mediated by phytochrome and the value of the light fluence rate during the day. Alterations of spectral sensitivity to photoperiodic illuminations by modification of the PAR fluence rate have also been observed for flowering (Jacques and Jacques, 1978). The control of leaf shape by FR for rosette plants also depends on the PAR fluence rate during the culture of the plants (Sanchez and Cogliatti, 1975).

Transferring the plants from pre-experimental growth conditions at 85 Wm^{-2} to WL pretreatment at 85 Wm^{-2}, stimulated the elongation of the internode after FR treatment. An undefinable environ-

Table 1. Effect of the duration of the WL treatment on the 3rd leaf pair. Results were the same for the 4th leaf pair. a: Significantly different values ($p < 0.01$) from the corresponding values for WL at 85 Wm^{-2}. Mean ± 1 SEM of 15 plants

WL treatment		4th internode	3rd leaf pair				
duration (d)	fluence rate (Wm^{-2})	length (mm)	area (cm^2)	fresh weight (mg)	unit leaf FW (mg cm^{-2})	dry weight (mg)	unit leaf DW (mg cm^{-2})
0		13.5 ± 0.4	14.0 ± 0.5	212.9 ± 8.8	15.4 ± 0.3	22.1 ± 0.9	1.58 ± 0.02
6	85	17.2 ± 0.6	15.4 ± 0.5	257.4 ± 6.5	16.7 ± 0.3	27.5 ± 0.7	1.79 ± 0.03
	140	16.6 ± 0.5	16.0 ± 0.4	302.0 ± 8.6[a]	18.9 ± 0.1[a]	34.4 ± 1.0[a]	2.15 ± 0.02[a]
12	85	17.3 ± 0.4	17.3 ± 0.4	299.2 ± 7.4	17.3 ± 0.2	31.7 ± 0.9	1.83 ± 0.02
	140	17.9 ± 0.5	17.9 ± 0.5	352.9 ± 10.6[a]	19.7 ± 0.2[a]	39.6 ± 1.3[a]	2.20 ± 0.02[a]

mental factor varying between the two growth chambers used might be the cause of this effect.

Did the WL treatment have an effect on the photoreceptive leaves? Three parameters were measured (Table 1): the area of the third and fourth pairs of leaves; their fresh weight; and their dry weight. The WL treatment did not modify leaf expansion ($p > 0.05$). Highly significant differences ($p < 0.01$) were observed for the fresh weight, the dry weight, and for those values given per cm^2 of leaf. The fresh weight and the dry weight were highest for the stronger PAR fluence rate. The response to the increase in PAR fluence rate could be therefore due to an increase in the quantity of substrates produced by photosynthesis.

The increase of PAR fluence rate did not stimulate the elongation of the internodes if P_{FR} was present during the periods of darkness, i.e., the periods of greatest growth (Lecharny and Jacques, 1974). The phytochrome could therefore act by limiting to a certain value the availability of a growth substrate for the growing internode. In the absence of P_{FR}, the elongation of the internode could depend on the quantity of available substrate in the leaves.

References

Dagnélie, P.: Théorie et méthodes statistiques. Gembloux: Duculot 1969

Downs, R.J.: Photoreversible control of elongation of Pinto beans and other plants under normal conditions of growth. Bot. Gaz. (Chicago) **118**, 199–208 (1957)

Grime, J.P., Jeffrey, D.W.: Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. J. Ecol. **53**, 621–642 (1965)

Jacques, M., Jacques, R.: Floraison de deux plantes de jours longs: diversité de réponses aux éclairements complémentaires rouge clair et rouge sombre, en fonction de la valeur de l'éclairement trophique. C.R. Acad. Sci. **287**, 1333–1336 (1978)

Lecharny, A.: Phytochrome and internode elongation in *Chenopodium polyspermum* L. Sites of photoreception. Planta **145**, 405–409 (1979)

Lecharny, A., Jacques, R.: Phytochrome et croissance des tiges; variations de l'effet de la lumière en fonction du temps et du lieu de photoperception. Physiol. Vég. **12**, 721–738 (1974)

Morgan, D.C., Smith, H.: Linear relationship between phytochrome, photoequilibrium and growth in plants under simulated natural radiation. Nature **262**, 210–212 (1976)

Sanchez, R.A., Cogliatti, D.: The interaction between phytochrome and white light irradiance in the control of leaf shape in *Taraxacum officinale*. Bot. Gaz. (Chicago) **136**, 281–285 (1975)

Vince-Prue, D.: Photocontrol of stem elongation in light-grown plants of *Fuchsia hybrida*. Planta **133**, 149–156 (1977)

Received 21 March; accepted 5 June 1979

c - Rôle possible du phytochrome sur l'utilisation et la disponibilité d'un facteur limitant pour la croissance (*)

L'effet de la lumière RS donnée juste avant l'obscurité présente, chez le Chenopodium polyspermum, les caractéristiques suivantes :

. les deux paires de feuilles insérées juste au-dessus et juste au-dessous de l'entrenœud dont la croissance est stimulée sont responsables d'environ 60 % de la stimulation totale.

. la stimulation de l'allongement s'accompagne d'un accroissement du poids de matière fraîche et du poids de matière sèche de l'entrenœud.

. en présence de P_{RS}, les réactions contrôlées par le phytochrome limitent l'allongement des entrenœuds. Mais, en absence de P_{RS} (après un éclairement RS), l'allongement dépend de la disponibilité en substrat(s) de croissance d'origine photosynthétique.

Avec le Vigna sinensis, il a été observé que la stimulation de la croissance de l'entrenœud s'accompagne d'une inhibition de la croissance en surface des feuilles (Fig. 23).

L'effet interorganique de l'éclairement RS est assez commun dans le contrôle de la croissance végétative des plantes vertes. Généralement, l'organe photorécepteur de la lumière RS est soit un organe photosynthétisant, soit un organe de réserve. Ce sont les cotylédons pour l'hypocotyle en croissance du Cucumis sativus L. (Black et Shuttleworth, 1974), les feuilles pour les entrenœuds en croissance (Garrison et Briggs, 1975) (Lecharny, 1979), les feuilles adultes pour les feuilles jeunes dans les plantes en rosette (Sanchez et Cogliatti, 1975). L'action opposée de la lumière RS sur la croissance des feuilles et des tiges a souvent été remarquée (cf. Introduction, page 5).

Dans les plantes vertes, un des rôles du phytochrome pourrait donc être la répartition des assimilats entre les organes de production (sources) et les divers organes d'utilisation (puits). De cette manière, le phytochrome pourrait diriger la morphogenèse globale des plantes.

Nous avons observé précédemment (page 18) (Fig. 6a) que l'allongement des entrenœuds du Chenopodium polyspermum est rapidement ralenti à l'obscurité continue. Dans le cadre de notre hypothèse sur le rôle du phytochrome et en considérant que ce ralentissement de l'allongement est dû à la disparition d'un facteur indispensable à l'allongement et fourni par la photosynthèse, un éclairement en lumière RS avant une longue période d'obscurité doit accélérer la vitesse d'allongement dans les premières heures mais rendre plus précoce le ralentissement et l'arrêt de l'allongement. C'est en effet ce résultat que nous obtenons (Fig. 18). Le ralentissement de la vitesse de croissance débute pour une même taille d'entrenœud (environ 18 mm) dans les plantes traitées ou non par la lumière RS. La différence entre les tailles des entrenœuds diminue

---

(*) Une partie de cette discussion est tirée de : Phytochrome and internode elongation in Chenopodium polyspermum L. The light fluence rate during the day and the end-of-day effect. Lecharny A., R. Jacques (1980b); article non reproduit dans ce Mémoire.

entre les deux traitements après 15 heures d'obscurité. De plus, la lumière blanche, d'abord inhibitrice, devient stimulatrice après 24 heures d'obscurité (Tableau 6). Le ralentissement de l'allongement n'est donc pas dû à une maturation plus précoce mais bien à l'épuisement d'un facteur limitant de la croissance dont l'utilisation a été accélérée par la lumière RS.

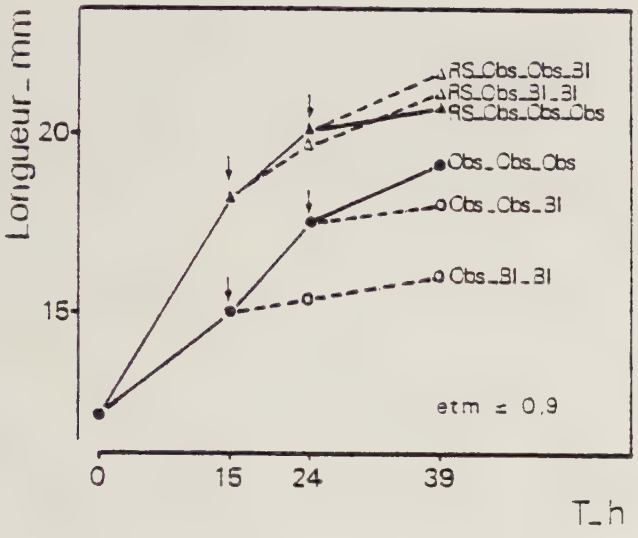


Fig. 18 - Allongement du 4ème entrenœud du Chenopodium polyspermum sous divers traitements de lumière et d'obscurité. Les traitements commencent (t_0) à la fin d'une période de 9 h d'éclairement trophique. —— obscurité ; ----- lumière blanche. Bl : 140 Wm^{-2} ; RS = 6 min à 60 Wm^{-2} au t_0. Chaque point est la moyenne de 15 plantes ; etm : écart type de la moyenne.

Tableau 6 : Allongement du 4ème entrenœud du Chenopodium polyspermum sous divers traitements de lumière et d'obscurité.

traitement	nombre de plantes	longueur (mm)	t_{obs}	seuil de significativité
24 Obs - 30 Obs	12	23,5 ± 1,1	2,1	0,10
24 Obs - 30 Bl	12	26,3 ± 0,8		
RS - 24 Obs - 30 Obs	12	26,7 ± 1,4	1,9	0,10
RS - 24 Obs - 30 Bl	12	30,5 ± 1,4		
24 Obs - 39 Obs	35	25,2 ± 0,6	3,6	0,005
24 Obs - 39 Bl	35	28,6 ± 0,7		

L'hypothèse du contrôle par le phytochrome de la répartition des substrats d'origine photosynthétique peut être éprouvée.

Des expériences préliminaires ont été entreprises. Elles nous ont révélé la nécessité de mettre en œuvre des techniques dont la mise au point ne pouvait être achevée dans le cadre de ce travail de thèse.

3 - La photoinhibition de l'allongement des entrenœuds dans les plantes vertes

La lumière contrôle l'allongement des tiges des plantes vertes durant la photopériode (cf. Résultats et Discussions, chapitre 1). En 1981, Smith suggéra que dans les conditions naturelles, le contrôle de l'allongement des tiges dépendrait de la quantité et de la qualité de la lumière et qu'au moins deux pigments photorécepteurs pourraient être impliqués : le phytochrome mesurant les changements de qualité de la lumière et un autre pigment, le cryptochrome, absorbant dans la région bleu-violette du spectre et qui mesurerait les changements de quantité de l'éclairement. L'existence de ces deux systèmes pigmentaires agissant simultanément permettrait à la plante de connaître complètement son environnement lumineux.

La question du photocontrôle de l'allongement des tiges dans un environnement lumineux complexe a été abordée en trois étapes :

. étude de la photoinhibition par la lumière blanche de qualité constante mais de quantité variable

. étude de la photoinhibition sous divers éclairements colorés

. étude du contrôle de la photoinhibition en lumière blanche par le phytochrome.

a - Le cas du Vigna sinensis L.

a.1 - Article paru dans Planta, 149, 384-388 (1980)

a.1,1 Photoinhibition par la lumière blanche : la dépendance vis-à-vis de l'éclairement énergétique

a.1,2 Photocontrôle exogène de l'allongement des entrenœuds

a.1,3 Cinétiques d'allongement en lumière blanche après l'obscurité

a.1,4 Cinétiques d'allongement à l'obscurité après la lumière blanche

a.1,5 Les effets d'une modification de l'éclairement énergétique

a.1,6 Les effets d'éclairements en lumières colorées à large bande passante

a.1,7 Les sites de photoréception

Planta 149, 384–388 (1980)

Planta
© by Springer-Verlag 1980

Light Inhibition of Internode Elongation in Green Plants

A Kinetic Study with *Vigna sinensis* L.

A. Lecharny and R. Jacques
Laboratoire du Phytotron, C.N.R.S., F-91190 Gif-sur-Yvette, France

Abstract. The elongation of the first internode of fully green *Vigna sinensis* L. is inhibited by white light (W). This inhibition is fluence-rate dependent between 0 and 70 Wm^{-2}. The kinetics of elongation rate in the light after darkness were investigated with linear displacement transducers. The internode elongation rate does not exhibit any endogenous rhythm. A rapid inhibition occurs during the first 2 or 3 h after the onset of light, and a second type of inhibition (slow reaction) increases from the beginning to the 8th hour of light. The rapid inhibition is not fluence-rate dependent between 20 and 70 Wm^{-2}, but the slow reaction is. There is no rapid inhibition in a low fluence rate white light to high fluence rate white light transition, only the slow reaction is observed. The responses to different wavebands, i.e., blue light (B), yellow and green light (YG), and red light (R), are the same for the two inhibition reactions. Each waveband used separately does not reproduce the full effect observed in W. Results show a stimulation with B, a greater inhibition activity with YG than with R, and a synergistic action of B and R which when given together lead to an inhibition similar to that obtained in W. Plants returned from the light to darkness progressively recover a high elongation rate without any latent period. The W light regulating internode elongation rate is mainly perceived by the growing internode itself.

Key words: Internode elongation – Light inhibition – *Vigna*.

Introduction

The growth in height of green caulescent plants is highly dependent on the quality and on the quantity of light during the day. For some years the effects of light quality changes, without any modification of the total irradiance, have received great attention: Adding far-red light (F) to white light (W) strongly promotes the stem elongation (Holmes and Smith 1975, 1977); phytochrome is probably the receptor.

In W, the main stem elongation is higher with a lighting of low fluence rate than with a lighting of high fluence rate (Grime and Jeffrey 1965; Tarila et al. 1977; White and Mansfield 1978; Antoniw and Sprent 1978). The plant reaction to a lowering of the fluence rate depends on the physiological state of the plants and on the natural habitat of the species concerned. Lowering the W fluence rate largely increases stem elongation of plants from species occurring in dense grassland, but the increase is negligible in species not naturally submitted to light competition (Grime 1966) or in shade-adapted plants (Frankland and Letendre 1978). Raising or lowering the W fluence rate triggers a modification of the stem extension rate in *Chenopodium album* L. (Morgan and Smith 1978) after a latent period of only a few minutes.

Although the inhibitory effect of W on stem elongation is well known, the mechanism through which light acts is still uncertain. The spectral sensitivity of the inhibition has been investigated in various species and the responses differed from one case to another. Elliott and Miller (1974) and Elliott (1979) showed, with fully green *Pisum sativum L.* vc. Alaska, the need for simultaneous blue and yellow light to maintain inhibition. In fully de-etiolated *Sinapis alba* L., the W effect on hypocotyl elongation has been exclusively assigned to phytochrome (Wildermann et al. 1978). McLaren and Smith (1978) claimed that W acted through chlorophyll or a blue light (B) photoreceptor in *Rumex obtusifolius*. In *Cucumis sativus* L., de-etiolated by 8 h of W, two different pigment systems controlled hypocotyl extension: phytochrome and a B photoreceptor (Gaba and Black 1979), the B receptor being responsible for the fluence rate dependency. Thomas et al. (1979) also provided some

Abbreviations: B = blue light; D = darkness; F = far-red light; HW = high fluence rate white light; LW = low fluence rate white light; R = red light; W = white light; YG = yellow and green light.

0032-0935/80/0149/0384/$01.00

evidence for the existence of a specific B receptor in three other plant species.

In this paper, the inhibition of internode elongation by W was examined in the first internode of fully green *Vigna sinensis* L. The elongation kinetics in W and in darkness, the fluence rate dependency, the effect of different broad band light sources, and the localization of the receptors in the plant were studied.

Materials and Methods

Growth of Plants. Seeds of *Vigna sinensis* L. were germinated in vermiculite and grown for 4 days at 27° C and 70% relative humidity in continuous W from fluorescent lamps (Sylvania, 'Grolux WS', 140 Wm^{-2}). At the beginning of the experiments, the hypocotyl was fully extended and the first internode above the cotyledons was about 10 mm long; two opposite leaves and a very small apical part were above the internode.

Plant Measurement. The data in Figs. 2 and 3 were obtained by measuring the internode length with a calliper-square. The kinetics of the internode elongation were monitored using a linear displacement transducer (Ifelec – serie L.) in combination with a demodulator (Ifelec, G.D.L.). The recording length was 20 mm and the sensitivity was 0.04 mm. The results are expressed using the method of Christ (1978): a recording sequence of 6 min and a calculation time period of 12 min were chosen. A recording sequence of 6 min gave good experimental accuracy without an overabundance of data. The 12-min calculation time period reduced the experimental variability but changes in the elongation rate which lasted only for a short time were still observable. The air temperature in all treatments was kept constant by a rapid air flow in the growth chamber and by a thermostatted water filter 30 mm thick set between the lamps and the plants. When used in identical experiments, the calliper-square measurements and those obtained with a transducer produced very similar results.

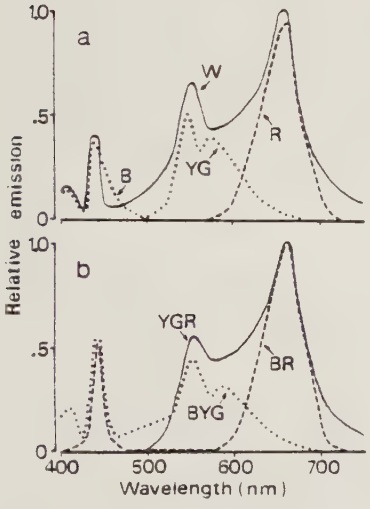


Fig. 1a and b. Relative spectral emissions of light sources used in the experiments. **a** W: from Osram fluorescent tubes (15 W/32-2 Warm white de luxe). B: from Osram fluorescent tubes (15 W/25-2 Weiss universal white) filtered by 2 cm of a methylene blue solution of 25 mg l^{-1}. YG: from Osram fluorescent tubes (15 W/25-2) filtered by 3 cm of a cupric chloride solution at 20 g l^{-1} and one layer of a yellow filter (rhodoïd, 0.3 mm). R: from Osram fluorescent tubes (15 W/32-2) filtered by one layer of a red filter (rhodoïd, 0.3 mm) and 2 cm of a cupric chloride solution at 1.5 g l^{-1}. **b** B-YG: from Osram fluorescent tubes (15 W/32-2) filtered by 3 cm of a cupric chloride solution at 20 g l^{-1}. To balance B and YG emission, some tubes were wrapped in a yellow filter. YG-R: from Osram fluorescent tubes (15 W/32-2) filtered by one layer of a yellow filter. B-R: R as in a and B from fluorescent tubes Philips (TLAK 40 W/03) filtered by a filter Kodak gelatin n° 34

Darkening of Internodes. The screens were modified acetate centrifuge tubes with a diameter of 25 mm which were painted black inside and white outside. The tubes were slit on one side from the upper part of the tube to the middle of the base where there was a small hole to let the stem pass through. The tubes were inverted and their bases were placed just under the tying point of the measurement apparatus on the plant. The screens were supported by and coupled to the apparatus so that they went up as the internode grew without any constraint on the plants. The screens were long enough to avoid unwanted light, as much as was possible, but air exchange was not prevented. Attaching the screens – in green safe light – affected the elongation rate for about 5 h. Treatments began only after total recovery of the elongation rate in darkness. The elongation rate in green safe light was the same as in darkness.

Light Sources. Broad band fluorescent tubes were used and the plants were irradiated from above. Light quality was checked with an ISCO SR spectroradiometer and relative emissions were as given in Fig. 1.

Results and Discussion

I. White Light Inhibition: the Fluence Rate Dependency. In preliminary experiments it was observed that after 10 to 12 h of darkness the elongation rate of the first internode of *Vigna sinensis* L. was constant and high, i.e., 1.5 to 2 mm h^{-1}. In continuous W at 140 Wm^{-2} the elongation rate was only about 0.8 mm h^{-1}. The elongation of plants in continuous W of various fluence rate or in darkness during a 24 h period was measured (Fig. 2). The elongation was strongly dependent on the fluence rate of the light between 0 and 70 Wm^{-2}: the higher the light fluence rate, the lower the elongation. An increase in the light fluence rate above 70 Wm^{-2} had only a slight effect. Even at a very high light fluence rate (140 Wm^{-2}) the elongation was not reduced to zero.

II. Exogenous Light Control of Internode Elongation. The elongation rate of the 1st internode of green *Vigna sinensis* L. did not present any endogenous circadian rhythm in continuous darkness, even when plants were grown for two days before the experiments with 9 h light and 15 h darkness (Fig. 3). Light was inhibitory at any point of the previous photoperiod.

III. Kinetics of Elongation in White Light after Darkness. In these experiments the W fluence rate was 60 Wm^{-2}, which is very close to that rate giving the smallest elongation. The kinetics were complex (Fig. 4a); at least three different stages could be dis-

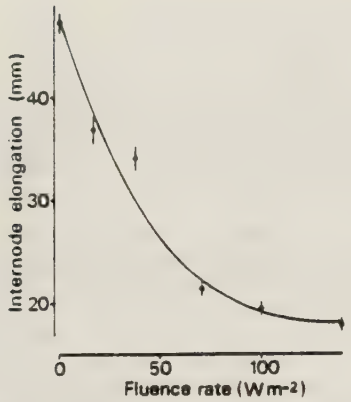


Fig. 2. Effect of the W fluence rate on the 1st internode elongation. Plants were in continuous W from sowing and they were submitted to a 15 h pretreatment of darkness. Then the elongation during 24 h of W treatment was measured. Each point is the mean (± 1 SEM) of 20 plants

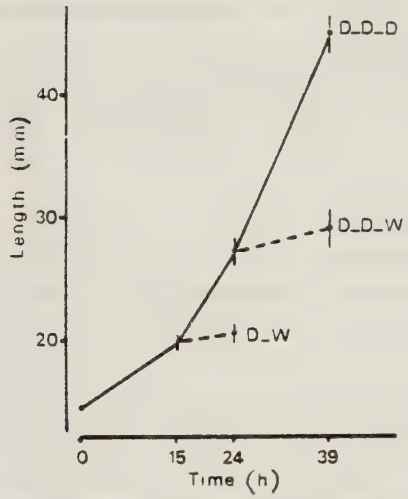


Fig. 3. Elongation of the 1st internode of *Vigna sinensis* L. in light and in darkness. Before experiment plants were kept in 9 W-15 D for two days. Time 0 was at the end of a 9 h light period. Continuous line = elongation in D; dashed line = elongation in W. Each point is the mean (± 1 SEM) of 12 plants

tinguished. First, a rapid fall in the elongation rate began after about 15 min light. The elongation rate reached a minimum after 1 h. Second, a rapid increase in the elongation rate was observed which approached the elongation rate previously measured in darkness. The maximum was reached after about 2.5 h in W. Third, the elongation rate decreased again but more slowly and reached a minimum approximately 8 h after the beginning of the light treatment. This minimum rate remained constant for more than 12 h in continuous W. Such complex kinetics can be explained simply by the existence of two reactions of inhibition with different timing. There was a rapid reaction during the first 2 or 3 h after light, and a slow reaction which increased from the first hours of the light period up to the 7th or 8th h of irradiation. A temporary increase was frequently, but not always, observed in the first 15 min after the beginning of the exposure to W.

The W inhibition was fluence rate dependent (section I). The comparison of the kinetics of elongation in W at 60 Wm^{-2} (Fig. 4a) and in W at 20 Wm^{-2} (Fig. 4c) shows that the slow reaction was responsible for the fluence rate dependency – at least in this range of energy. The rapid reaction was unchanged in the same range.

IV. Kinetics of Elongation in Darkness After White Light. After plants were returned from the light to darkness (Fig. 5a) the elongation rate increased gradually. It took about 12 h to reach the high rate representative of growth in darkness after which, in the dark, this high rate remained constant for more than 24 h. No latent period between the beginning of darkness and the rate increase was observed. Such a result is contrary to previously published results which show a latent period (Lecharny and Jacques 1974; Wildermann et al. 1978; Gaba and Black 1979). Using an infrared cinematographic method (see Lecharny and Jacques 1974 – Material and Method) to measure elongation of *Vigna sinensis* L. in the dark, the authors found a latent period of about 4 h (unpublished data). Setting up conditions suitable for taking pictures involved moving and touching plants. These conflicting results obtained by two different methods with *Vigna sinensis* L. can be explained by another observation: moving plants, even slightly, just before the light to dark transition induces a latent period in rate increase of about 4 h (Fig. 5b).

V. Effects of Modification of Light Fluence Rate. Lowering the W fluence rate promoted stimulation of the elongation rate in plants equilibrated in HW (Fig. 6). The effect was either immediate or began after a short time (< 1 h). The new elongation rate was reached after some hours. Raising W fluence triggered a progressive inhibition of elongation in plants equilibrated in LW (Fig. 7). There was no lag period nor any rapid inhibition in the first hours. These results are consistent with a previous report by Morgan and Smith (1978). The short lag periods shown by these authors are not discernible by the method used in this work.

VI. Effects of Broad Band Colour Lights. The W at 60 Wm^{-2} strongly decreased the elongation rate of the first internode. The spectral energy distribution of the W showed 3 main wavebands: B, YG, and R (Fig. 1). In order to determine the role of each waveband in the W inhibition the fluence rates used were proportional to the energy of the waveband in

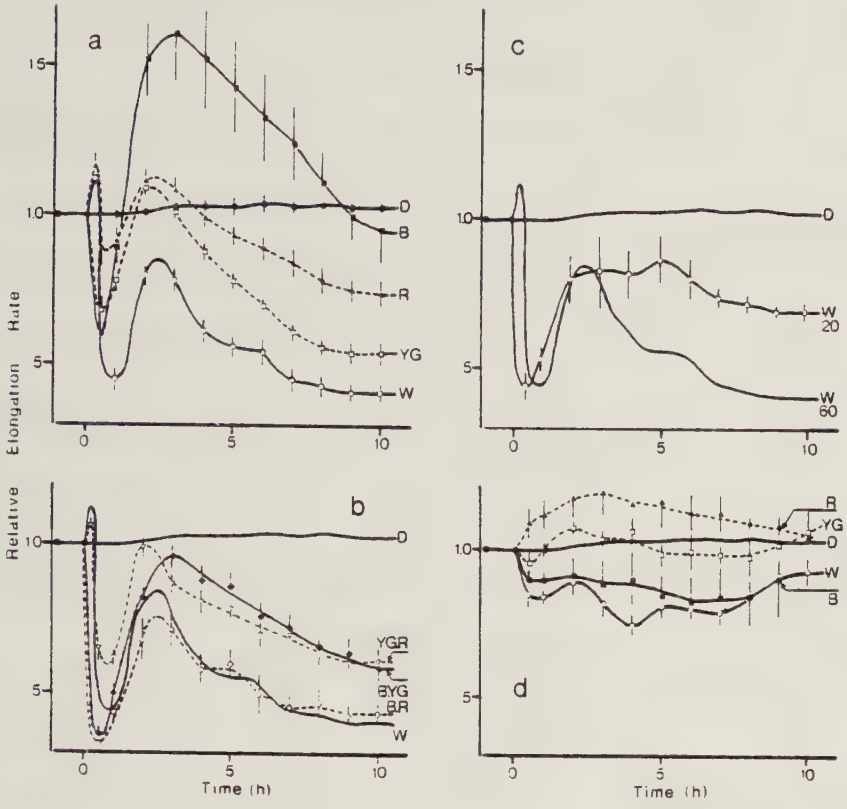


Fig. 4a–d. Kinetics of elongation of the 1st internode of *Vigna sinensis* L. in darkness or in light of different quality. Plants were in continuous W from sowing and they were submitted to a 15 h pretreatment of darkness. Light on at time 0. **a, b, d** W, 60 Wm^{-2}; B, 11 Wm^{-2}; YG, 17 Wm^{-2}; R, 25 Wm^{-2}, **c** W, 20 Wm^{-2}. **a, b** and **c** light on the whole shoot system. **d**: the plants irradiated with their stems darkened. 3 to 9 plants in each treatment. Mean ± 1 SEM. In these experiments, elongation rate in darkness before light was between 1.2 and 2 mm h^{-1}. Because elongation in light depended on elongation in previous darkness, elongation rates in light are represented with a greater accuracy if they are related to the rate in darkness before light (relative elongation rate = 1) than in actual values

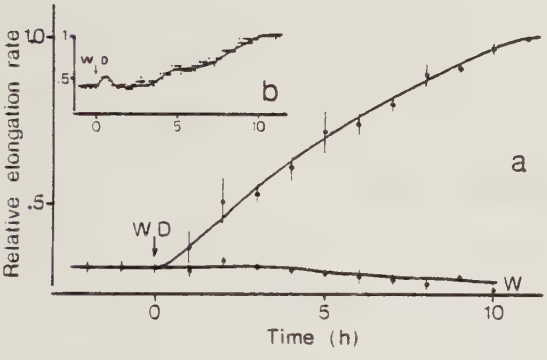


Fig. 5a and b. Kinetic of elongation of the 1st internode of *Vigna sinensis* L. in darkness. Plants were in continuous W from sowing. Darkness began at time 0. **a** Mean (± 1 SEM) of elongation rate of 6 plants unmoved before W-D transition. **b** Typical elongation rate curve of a plant slightly moved before W-D transition

the W at 60 Wm^{-2}, i.e., about 0.20 of the W fluence rate in B, 0.35 in YG, and 0.45 in R.

The kinetics in the 3 wavebands were similar in shape to the kinetics in W (Fig. 4a). Quantitatively the inhibition was less pronounced in YG at 17 Wm^{-2} than in W and still weaker in R at 25 Wm^{-2}. In B at 11 Wm^{-2}, after a decrease during the first hour, the elongation rate was higher than it was in the dark for about 9 h, then it became the same as the elongation rate in the dark.

Each waveband used separately did not reproduce the full effect observed in W. The small and temporary increase in the first minutes, observed generally in W, was also observed in R but never in the other wavebands. The effect of the combination, two by two, of the 3 wavebands was investigated (Fig. 4b). When B and R were used together the kinetics of elongation was the same as in W. The stimulation obtained with B alone disappeared when YG was given simultaneously. Adding R to YG did not modify the effect observed in YG. Although the kinetics of elongation described showed two reactions with distinct timing the responses to different wavebands of light were identical.

One of our main findings is the greater YG activity in comparison to R activity. Unfortunately the broadness of the wavebands used does not allow for any discussion about the receptor(s) implicated. However, differential screening of light by pigments in the stem (see section VI for sites of photoreception) is certainly insufficient for explaining this difference of activity on the basis of phytochrome equilibrium directly. Photon fluence rate response curves would be useful between 500 and 620 nm.

Another important finding is the synergistic action of B and R on inhibition. Elliott and Miller (1974) found a synergistic effect of B and Y on the elongation

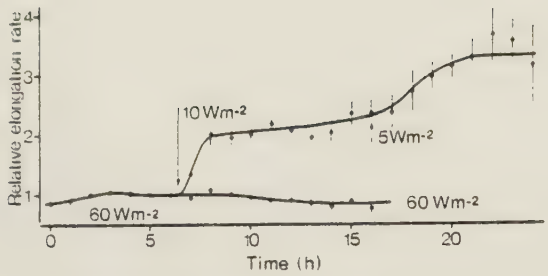


Fig. 6. Effect of W fluence rate lowering on the elongation rate of the 1st internode of *Vigna sinensis* L. Mean (±1 SEM) of elongation rate of 6 plants

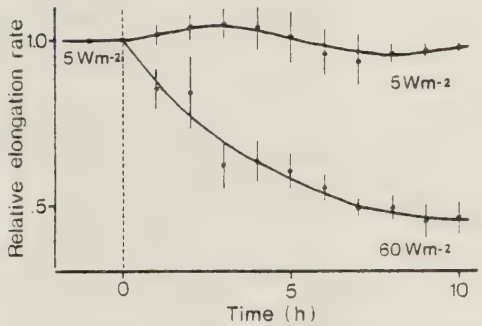


Fig. 7. Effect of W fluence rate raising on elongation rate of the 1st internode of *Vigna sinensis* L. Mean (±1 SEM) of elongation rate of 6 plants

of light-grown pea internodes. Having established the precise action spectrum, Elliott (1979) suggested that it was due to phytochrome. The low photon fluence rates used in this case could perhaps explain the shift of the maximum activity from R to Y*Comparison with other works on stem growth is difficult because, in general, only B and R were used and even then separately. Synergistic actions of R and B have been observed on the repression of *Phacelia tanacetifolia* germination (Schulz and Klein 1963) and on malate formation in guard cells of *Vicia faba* leaves (Ogawa et al. 1978).

VII. Sites of Photoreception. Results of elongation rate kinetics with various irradiations on plants whose internodes were darkened are presented in Fig. 5d. YG and R were without any inhibitory effect in this case. A small stimulation was even produced by R. In B the response was greatly modified by the presence of screens on the internode. In comparison to the elongation observed in the dark, stimulation was no longer observed but there was a small inhibition. Likewise, a small inhibition was observed in W but it was a much weaker effect than when the whole plant was irradiated. Thus the light regulating internode elongation was primarily received by the growing internode itself. Experiments were not fully conclusive on a possible role of leaves because the weakness of the remaining effect with darkened internodes could also be due to unwanted scattered light.

References

Antoniw, L.D., Sprent, J.I. (1978) Growth and nitrogen fixation of *Phaseolus vulgaris* L. at two irradiances. 1. Growth. Ann. Bot. **42**, 389–397

Christ, R.A. (1978) The elongation rate of wheat leaves. J. Exp. Bot. **29**, 603–610

Elliott, W.M. (1979) Control of leaf and stem growth in light-grown pea seedlings by two high irradiance responses. Plant Physiol. **63**, 833–836

Elliott, W.M., Miller, J.H. (1974) Light-controlled stem elongation in pea seedlings grown under varied light conditions. Plant Physiol. **53**, 279–283

Frankland, B., Letendre, R.J. (1978) Phytochrome and effects of shading on growth of woodland plants. Photochem. Photobiol. **27**, 223–230

Gaba, V., Black, M. (1979) Two separate photoreceptors control hypocotyl growth in green seedlings. Nature (London) **278**, 51–54

Grime, J.P. (1966) Shade avoidance and shade tolerance in flowering plants. In: Light as an ecological factor. British Ecological Soc. Symp., pp. 187–207. Bainbridge, R., Evans, G.C., Rackham, O., eds. Blackwell, Oxford

Grime, J.P., Jeffrey, D.W. (1965) Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. J. Ecol. **53**, 621–642

Holmes, M.G., Smith, H. (1975) The function of phytochrome in plants growing in the natural environment. Nature (London) **254**, 512–514

Holmes, M.G., Smith, H. (1977) The function of phytochrome in the natural environment. IV. Light quality and plant development. Photochem. Photobiol. **25**, 551–557

Lecharny, A., Jacques, R. (1974) Phytochrome et croissance des tiges; variations de l'effet de la lumière en fonction du temps et du lieu de photoperception. Physiol. Vég. **12**, 721–738

McLaren, J.S., Smith, H. (1978) Phytochrome control of the growth and development of *Rumex obtusifolius* under simulated canopy light environments. Plant Cell Environ. **1**, 61–67

Morgan, D.C., Smith, H. (1978) Simulated sunflecks have large, rapid effects on plant stem extension. Nature (London) **273**, 534–536

Ogawa, T., Ishikawa, H., Shimada, K., Shibata, K. (1978) Synergistic action of red and blue light and action spectra for malate formation in guard cells of *Vicia faba* L. Planta **142**, 61–65

Schulz, M.R., Klein, R.M. (1963) Effects of visible and ultraviolet radiation on the germination of *Phacelia tanacetifolia*. Am. J. Bot. **50**, 430–434

Tarila, A.G.I., Ormrod, D.P., Adepipe, N.O. (1977) Effects of phosphorus nutrition and light intensity on growth and development of the Cowpea (*Vigna unguiculata* L.). Ann. Bot. **41**, 75–83

Thomas, B., Dickinson, H.G. (1979) Evidence of two photoreceptors controlling growth in de-etiolated seedlings. Planta **146**, 545–550

White, J.C., Mansfield, T.A. (1978) Correlative inhibition of lateral bud growth in *Phaseolus vulgaris* L.. Influence of the environment. Ann. Bot. **42**, 191–196

Wildermann, A., Drumm, H., Schäfer, E., Mohr, H. (1978) Control by light of hypocotyl growth in de-etiolated mustard seedlings. I. Phytochrome as the only photoreceptor pigment. Planta **141**, 211–216

Received 27 November 1979; accepted 30 March 1980

* Une publication récente (Kigel et Schwartz, 1981) confirme nos résultats : la photoinhibition de l'allongement des hypocotyles du Ricinus communis L. cultivé à la lumière résulte de l'action synergique de deux pigments, l'un absorbant la lumière R et l'autre absorbant la lumière bleue.

a. 2 - Expérience complémentaire

Après le passage de la lumière blanche à l'obscurité, la vitesse d'allongement du 1er entrenœud du Vigna sinensis augmente sans phase de latence mesurable dans nos conditions (a 1, 4). Cependant, l'établissement de la vitesse d'allongement caractéristique de l'obscurité est progressif et n'est atteint qu'après plusieurs heures. L'inhibition due à la lumière blanche est donc maintenue quelques heures à l'obscurité pendant lesquelles l'intensité de l'inhibition diminue progressivement. Cet effet induit est confirmé dans l'expérience présentée dans la figure 19. Une heure de lumière blanche (80 Wm^{-2}) est donnée à des plantes dont la vitesse d'allongement est stable après 15 heures d'obscurité. Dans ce cas, la première inhibition (rapide) est observée mais également la seconde inhibition (inhibition lente) après retour à la vitesse d'allongement caractéristique de l'obscurité. Cette inhibition lente est relativement faible comparée à celle observée en lumière continue. L'inhibition lente dépend donc de l'énergie totale reçue ou/et de la durée de l'éclairement en lumière blanche. De plus, elle est au moins partiellement inductible. L'étude des effets d'éclairements relativement courts ($\leqslant$ 1 heure),dont la durée et l'éclairement quantique auront des valeurs différentes,et terminés par des éclairements aux rapports quantiques Bl/RS différents est assurément prometteuse.

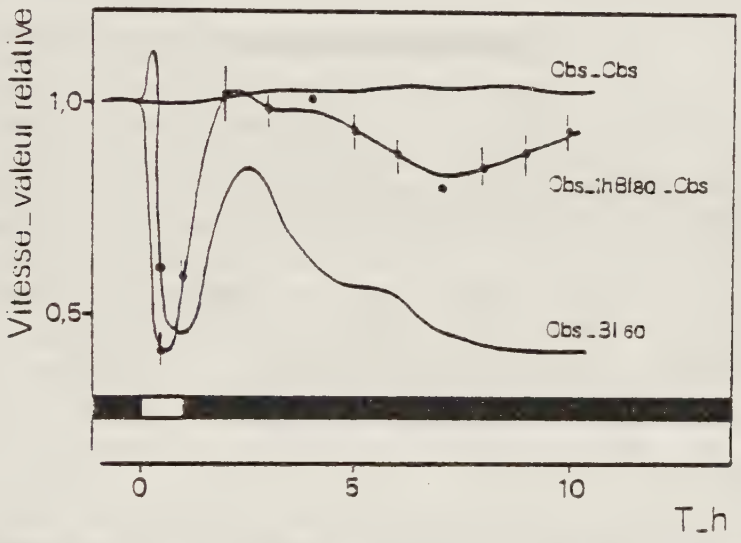


Fig. 19 - Effet d'un éclairement d'une heure, en lumière blanche, sur la vitesse d'allongement du 1er entrenœud de plantes de Vigna sinensis maintenues à l'obscurité depuis 15 heures. Bl_{80} et Bl_{60} : lumière blanche à 80 et 60 Wm^{-2} respectivement. Moyenne $\pm$ écart type de la moyenne de 3 plantes.

b - Le Chenopodium polyspermum L.

Les cinétiques de l'allongement de la tige du Chenopodium polyspermum (au stade 10 - 12 feuilles) au cours d'une journée de 12 heures de lumière et de 12 heures d'obscurité (Fig. 20) sont très semblables à celles du 1er entrenœud du Vigna sinensis. Les vitesses d'allongement mesurées sont environ 2 fois plus faibles.

Ces cinétiques montrent :

- au passage lumière-obscurité, une rapide augmentation de la vitesse d'allongement, sans phase de latence apparente. La phase de latence observée dans les cinétiques suivies par la méthode cinématographique (Fig. 6 et Fig. 8) était dans ce cas encore due à une inhibition créée par le déplacement et la manipulation des plantes.

- une inhibition rapide et une inhibition lente après le passage obscurité-lumière.

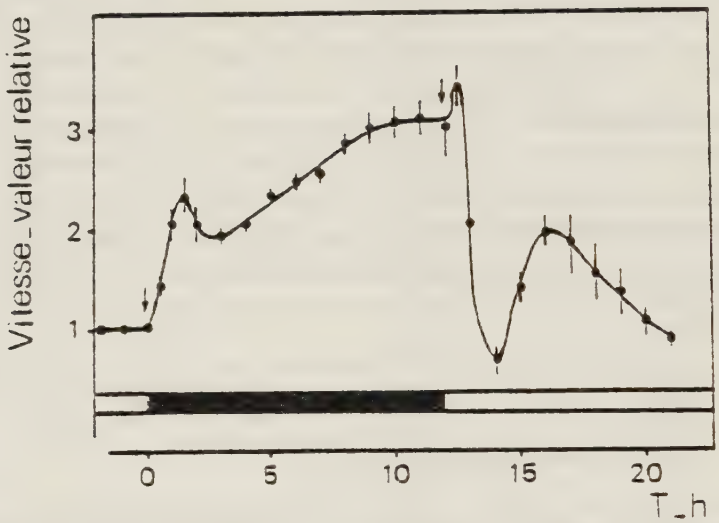


Fig. 20 - Cinétique de la vitesse d'allongement de la tige principale de plantes de Chenopodium polyspermum au cours d'une période de 12 heures d'obscurité suivies de lumière blanche (60 Wm^{-2}). Au préalable, les plantes étaient en lumière continue depuis 15 heures. Moyenne ± écart type de la moyenne de 3 plantes. Température de l'air : 26°C ; pression de vapeur d'eau : 2, 5 KPa.

c - Discussion

Des enregistrements, cinématographiques ou auxanométriques, de l'allongement des tiges et des entrenœuds, 3 faits sont particulièrement remarquables :

- la rapidité des réponses d'allongement à une modification de l'environnement lumineux de la plante.

- dans les conditions d'alternance de lumière et d'obscurité, généralement utilisées en cultures en environnement contrôlé, la vitesse d'allongement d'une tige n'est pratiquement jamais constante (Fig. 20 et Fig. 21).

- dans la majorité des plantes que nous avons observées, l'allongement à l'obscurité continue s'arrête assez rapidement. Il en est ainsi des tiges ou entrenœuds du Chenopodium polyspermum (Fig. 6 et Fig. 18), de l'Anagallis arvensis (Fig. 6) et de la Tomate (cv Ace) (Assaad Ibrahim, Lecharny et Millet, 1981 [soumis pour publication]). La période de croissance à l'obscurité peut même être raccourcie si un éclairement de lumière RS est donné en début d'obscurité.

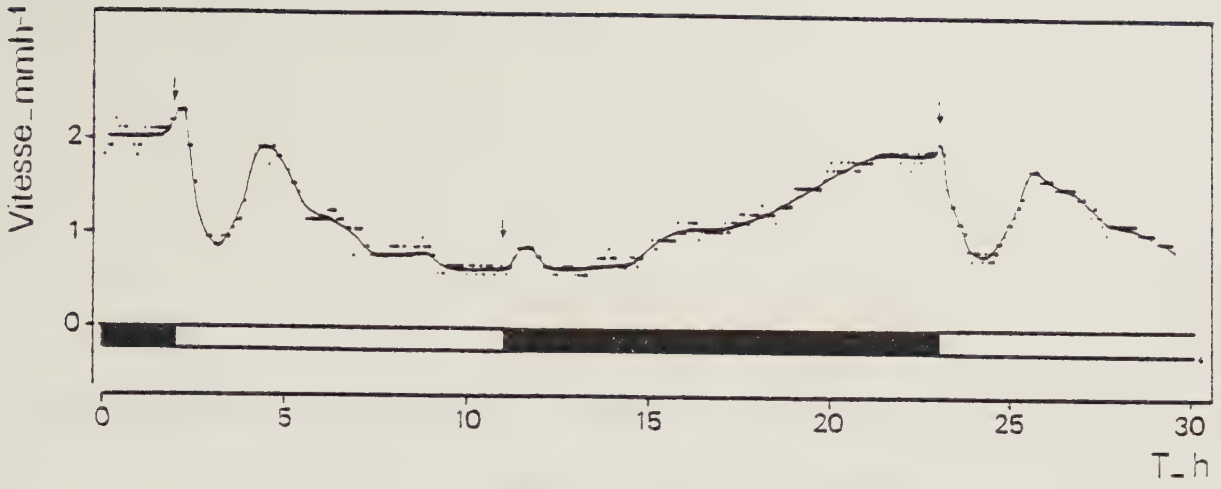


Fig. 21 - Cinétique de la vitesse d'allongement du 1er entrenœud d'une plante de Vigna sinensis L. en conditions d'alternance de lumière et d'obscurité. Lumière blanche de 60 Wm^{-2}. Au préalable, la plante avait été placée à l'obscurité pendant 15 heures. N. B. : Un ajustement du capteur a été effectué au début de l'obscurité, à la 11ème heure, provoquant une inhibition de l'allongement pendant environ 4 heures.

Par contre, le premier entrenœud du Vigna sinensis s'allonge à l'obscurité continue à une vitesse constante pendant environ 40 heures (Lecharny et Jacques, 1980). Des résultats identiques ont été trouvés par Elliott (1979) : le 3ème entrenœud de plantes de Pisum sativum L. (cv. Alaska) placées à l'obscurité continue, a une croissance continue pendant au moins 24 heures.

Il existe donc une réponse de l'allongement des tiges à l'obscurité continue différente selon l'espèce végétale utilisée. Cette différence pourrait provenir de la disponibilité ou de la répartition dans les plantes du facteur, d'origine photosynthétique, limitant de la croissance mis en évidence dans le Chenopodium polyspermum L.

Le suivi des cinétiques d'allongement d'un entrenœud en place dans une plante verte offre donc des possibilités nouvelles pour l'étude des mécanismes de régulation par la lumière. La réponse de l'entrenœud est une des photomorphoses végétales dont la détection est la plus rapide après l'absorption de photons. De plus, la mesure physique de cette photomorphose laisse totalement intègre la plante, permettant de comparer le même individu avant (condition témoin) et après un traitement.

Nous avons ainsi pu, dans un premier temps, quantifier l'effet de l'addition de lumière RS à la lumière blanche, ce qui était impossible avec des expériences dans lesquelles un effet significatif n'était mesurable qu'après plusieurs jours. Dans ce cas, il n'est évidemment pas possible d'avoir des lots de plantes témoins placées en obscurité continue.

4 - Effet de l'enrichissement de la lumière blanche par de la lumière RS

Article soumis à Plant, Cell and Environment

a - Addition de lumière RS à la lumière blanche

b - Relation entre l'éclairement quantique de la lumière RS et la vitesse d'allongement des entrenœuds

c - Vitesse d'allongement des entrenœuds et rapport des éclairements quantiques RS/Bl

d - Effet des éclairements continus

e - Discussion

Photoinhibition of internode elongation rate in light grown Vigna sinensis L. Control by light quality.

Running title : Light quality and internode elongation rate

Authors : A. LECHARNY and R. JACQUES
Laboratoire du Phytotron, C. N. R. S.,
91190 Gif-sur-Yvette, France

Abbreviations used :

E.R	:	elongation rate
F	:	far-red light
I.E.R	:	internode elongation rate
P	:	phytochrome
P_{FR}	:	the far-red absorbing form of phytochrome
S.E.R	:	stem elongation rate
W	:	white light
ϕ	:	phytochrome photoequilibrium ($[P_{FR}]/[P]$)
$\mathfrak{z}$	:	the ratio of the quantum flux at 660 and 730 nm

Abstract

In white light (W) stem elongation of green-plants is stimulated when some far-red light (F) is added to W (Holmes & Smith, 1975, 1977b). The effect of adding F to a background W was quantified using Vigna sinensis L. plants and relatively high fluence rate W. F was given selectively to the 1st internode and the internode elongation rate (I.E.R) was recorded using linear voltage displacement transducers. Results confirm that adding F to background W stimulates I.E.R. The stimulation is very quickly measurable after F switching on and falls off rapidly after F switching off. The stimulation is not dependent on F fluence rate per se but is strictly dependent on the quantum flux ratio F/W. This data is strongly in favour of phytochrome as the receptor, whose active form would be the P_{FR} content or the $[P_{FR}]/[P]$ ratio. In light, phytochrome controls I.E.R in two ways : it inhibits I.E.R as it does in darkness and it modulates the extend of the photoinhibition. Data suggest that leaves also control the photoinhibition of I.E.R since about 30 % of this inhibition cannot be reversed by a saturating dose of F on internode.

Introduction

The vegetative growth of green plants is strongly dependent on the light intensity received by the plants during the day. Generally, growth in every part of the plant is higher in high fluence white light (W) than in low fluence W. This is verified whatever the growth parameter measured, fresh weight, dry weight or size, for growth of leaves (Tarila, Ormrod & Adepipe, 1977 ; McIntyre, 1977 ; Warrington, Edge & Green, 1978), of roots (Tarila et al., 1977), of axillary buds and of axillary stems (McIntyre, 1973 ; Field & Jackson, 1975 ; Andersen, 1976 ; White & Mansfield, 1978). In some cases it has been shown that the effect of a lowering of fluence rate can be nullified by giving sugar (McIntyre, 1971) or by raising the CO_2 content in the air (Andersen, 1976). Thus the light quantity can modulate the growth in these organs through photosynthate availability.

The case of internode growth is more complex. It has been frequently noted that the final size of stems and of internodes and their elongation rate are higher under a low fluence rate W than under a high fluence rate W (Grime & Jeffrey, 1965 ; Field & Jackson, 1975 ; Tarila et al., 1977 ; White & Mansfield, 1978 ; Antoniw & Sprent, 1978 ; Virzo de Santo & Alfani, 1980 ; Lecharny & Jacques, 1980) even if the dry weight is sometimes lower (Tarila et al., 1977). This photoinhibition is also shown by the stimulation of elongation in locally darkened stems (Garrison & Briggs, 1972). The effect of light quantity on internode elongation depends on the physiological state of the plants With too small values of W fluence rate the elongation is limited by the photosynthate availability and a rise in the fluence rate stimulates the stem elongation (Grime & Jeffrey, 1965 ; Virzo de Santo & Alfani, 1980). From their work, Grime & Jeffrey (1965) drew the conclusion that the growth in length depends on the assimilate availability which is dependent on the photosynthesis and is thus directly related to the W fluence rate.

The spectral sensitivity of the photoinhibition has been investigated in various species but results are quite divergent. This question has been reviewed in a previous paper (Lecharny & Jacques, 1980). An interesting fact is the strong stimulation of stem elongation when some far-red light (F) is added to W (Holmes & Smith, 1975, 1977b ; Morgan, O'Brien & Smith, 1980).

On the other hand it is well known that W induces an inhibition of stem elongation during further darkness. The photoreceptor is the phytochrome and a F irradiation at the end of the light period stimulates stem elongation in darkness (Downs, Hendricks & Borthwick, 1957). This effect is known as the end-of-day effect. The end-of-day effect depends on the P_{FR} quantity left in the plant at the beginning of darkness (Vince-Prue, 1977).

It is also possible to modify stem elongation by replacing partly or fully the daily dark period by a continuous low fluence rate lighting. A continuous F irradiation is no more stimulatory than a saturating F irradiation at the end of the day, so long as the F source does not contain any light below 700 nm (Vince-Prue, 1977). A continuous R irradiation produces a higher elongation, as compared to darkness, in long duration experiments, i.e. many days (Satter & Wetherell, 1968 a ; Vince-Prue, 1977), but has no effect in short duration experiments, i.e. 1 to 3 days (Lecharny & Jacques, 1974 ; Imhoff, Lecharny, Jacques & Brulfert, 1979). In the same way adding some R light to a continuous F irradiation enhances the internode elongation in long duration experiments. In such a case, the R effect has been simply explained by a direct and cumulative effect of R on chlorophyll synthesis driving an indirect action on photosynthate supply during the following days (Satter & Wetherell, 1968 b).

Up to now the effect of adding F to a background W is not known in a quantitative way as compared to the growth in darkness with or without F at the end of the day. Experiments lasting many days do not allow such a control condition. This difficulty can be avoided using linear voltage transducer displacements. In this way in a recent paper Morgan et al. (1980) studied the rapid increase in stem extension rate (S.E.R) promoted by supplementary F to background W. Unfortunately the W fluence rate used was very low, 23 μmol $m^{-2} s^{-1}$, and the value of the photoinhibition in W as compared to that in darkness was not shown. As the fluence rate dependence of the photoinhibition in light grown Sinapis alba L. plants in these experimental conditions is not known it is not possible to estimate the value of photoinhibition at such a fluence rate. If comparison is possible with fully green Vigna sinensis L. plants for which the fluence rate dependence has been recorded (Lecharny & Jacques, 1980) the photoinhibition in Morgan et al. experiments was certainly very small.

The aim of this work was to obtain the quantification of various light effects and mainly of F effects on S.E.R. In this way, we hoped to supply some missing data needed for the discussion about the role of phytochrome in natural daylight.

Materials and Methods

Growth of plants

Seeds of Vigna sinensis L were germinated in vermiculite and grown for 4 days at 27°C and 2,475 KPa water vapour pressure in continuous W from high pressure mercury halide lamps (Osram, HQI TS 400). At the beginning of experiments the first internode above the cotyledons was about 10 mm long ; two opposite leaves and a very small apical part were above the internode.

Elongation rate recording

Elongation rates were monitored using linear voltage displacement transducers (Ifelec - serie L) in combination with demodulators (Ifelec, G.D.L). The recording length was 20 mm and the sensitivity was 0.04 mm. Plants and transducers were coupled by a beam-balance system, wires and short cotton threads tied to the stem by means of a double loop. When only one transducer was used per plant the cotton thread was tied beneath the first internode. In this case the stem elongation rate (S.E.R) was recorded. The S.E.R was due to the internode elongation (I.E.R) and to the hypocotyl E.R. This latter was relatively low and responded in the same way as I.E.R. with treatment given to the whole plant. But when selective lighting was used I.E.R and hypocotyl E.R behaved differently. So two transducers per plant were used, one tied beneath the first internode, recording the S.E.R and the other beneath the cotyledons recording the hypocotyl E.R. Internode E.R. was stem E.R less the hypocotyl E.R.

Light sources

W came from Osram fluorescent tubes (25.2 Weiss universal white) and the plants were irradiated from above. F came from two modified slide projectors ; the light of tungsten halogen lamps was filtered through a heat filter and an interference filter (MTO, intervex I, λmax was 731 nm and band width 8 nm) and directed on internodes by an optical fibre and by lens focusing. The R source was Philips TL 15 fluorescent tubes.

F treatments

It has been previously shown (Lecharny & Jacques, 1980) that the W at 204 μmol $m^{-2} s^{-1}$ strongly decreased the elongation rate of the first internode as compared to darkness. When the internode was darkened during the W irradiation, only a small inhibition was observed. Thus the light regulating the I.E.R was mainly received by the growing internode itself. In experiments presented here F was thus given selectively to the internode, in two opposite directions, during a background W.

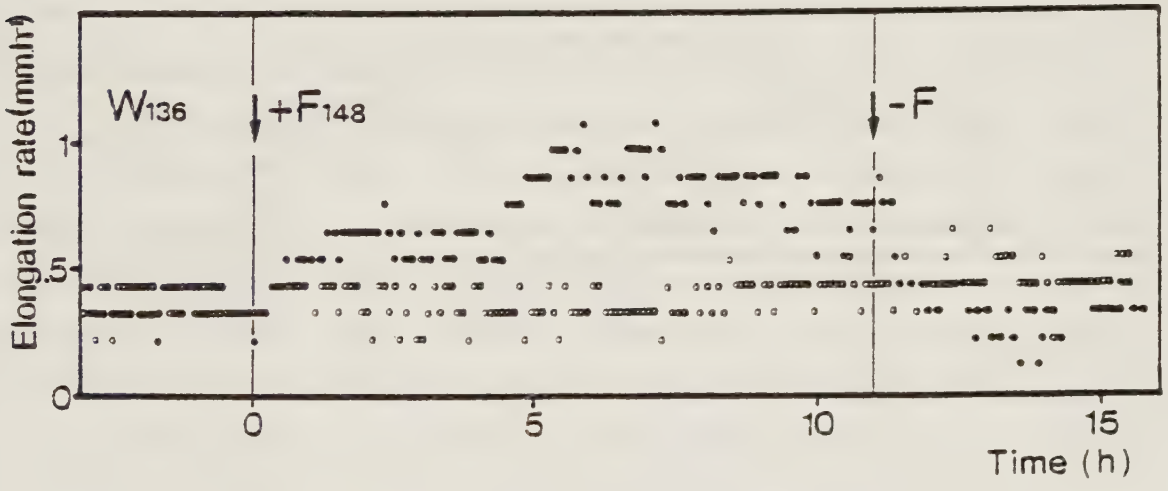


Fig. 1 Typical stem elongation rate curves showing the effect of added F to the internode. W_{136} : background white light at 136 μmol $m^{-2} s^{-1}$; F at 148 μmol $m^{-2} s^{-1}$. ● : F treated plant ; o : control plant.

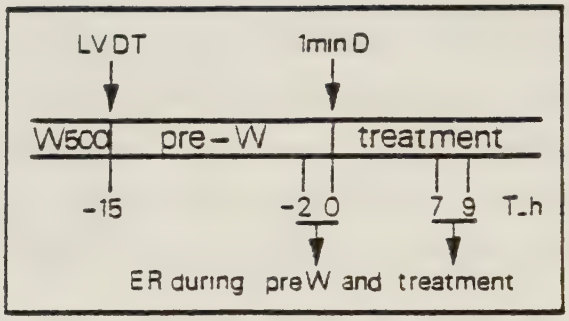


Fig. 2 Experimental sequences. W_{500} : white light at 500 µmol $m^{-2} s^{-1}$; ↓ LVDT : plant and transducers coupled at this time.

Table 1. Effects of various light treatments on S.E.R (hypocotyl + 1st internode) and hypocotyl E.R of Vigna sinensis L. plants. Experimental sequence as in Fig. 2 Pre W and W on the whole plant at 68 µmol $m^{-2} s^{-1}$; F_{148}, F_{74}, $F_{24.7}$: F selectively on internode at 148, 74 and 24.7 µmol $m^{-2} s^{-1}$ respectively. Each value is the mean ± SEM of 8 plants

	Elongation rate (mm h^{-1}) during			
	pre W		treatment	
treatment	hypocotyl	hypocotyl + 1st internode	hypocotyl	hypocotyl + 1st internode
W	0.10 ± 0.03	0.49 ± 0.03	0.08 ± 0.02	0.56 ± 0.04
D	0.08 ± 0.01	0.47 ± 0.03	0.23 ± 0.04	1.02 ± 0.07
W + F_{148}	0.12 ± 0.02	0.49 ± 0.06	0.11 ± 0.03	1.11 ± 0.07
W + F_{74}	0.09 ± 0.04	0.44 ± 0.07	0.12 ± 0.02	1.14 ± 0.11
W + $F_{24.7}$	0.06 ± 0.01	0.35 ± 0.02	0.04 ± 0.01	0.75 ± 0.05
F_{148}	0.12 ± 0.03	0.57 ± 0.08	0.36 ± 0.10	1.66 ± 0.15
0.5 F_{148}-D*	0.05 ± 0.01	0.42 ± 0.04	0.14 ± 0.03	1.41 ± 0.09

* 0.5 h of F_{148} on internode at beginning of darkness

Results

Addition of F to background W

In a first experiment F at 148 μmol $m^{-2}s^{-1}$ was given to the internode alone during a W irradiation of the whole plant at 136 μmol $m^{-2}s^{-1}$. Typical curves are presented in Fig. 1. After F was switched on the S.E.R increased without any apparent lag phase and reached a maximum after about 6 h. F treatment could not be prolonged more than 10 h since, due to the internode lengthening, it was not possible to maintain a full irradiation of the internode and a constant light fluence over a longuer period of growth. When F was switched off the S.E.R quickly dropped. Temporarily the S.E.R went under the value of the S.E.R in the control plant maintained in W. Then the S.E.R in the F treated plant and in the control plant became similar.

Relationship between F fluence rate and I.E.R

This relationship was established using different F fluence rates and two W fluence rates. F was given to the internode only. The experimental sequence used is shown in Fig. 2 . The hypocotyl E.R and S.E.R were recorded, in each condition, for two hours, after constant rates had been reached, i.e. after 13 h in W pretreatment and after 7 h in treatment. Values are given in table 1 for a W background of 68 μmol $m^{-2}s^{-1}$. It can be observed that S.E.R in W treatment was higher than in W pretreatment. This result was surprising since S.E.R in W pretreatment was recorded after a time long enough for constant S.E.R to be reached. In fact the stimulation observed was due to the 1 min of darkness used to direct correctly added F to internodes. This 1 min D produced frequently but not always a stimulation of the S.E.R. The mean effect was of about 15 % in a W background of 68 μmol $m^{-2}s^{-1}$ and of about 45 % in a W background of 136 μmol $m^{-2}s^{-1}$. The E.R of two plants were always simultaneously recorded. One plant was the control maintained in W while the other received the F treatments. Thus control plants were affected by the 1 min D period just as the treated plants and results can be accurately compared.

In a background W of 68 μmol $m^{-2}s^{-1}$ (Fig. 3, a) raising the fluence rate from 0 to 148 μmol $m^{-2}s^{-1}$ raised the I.E.R. The saturation dose was not reached at the higher fluence rate used. Nevertheless the curve shape

indicates that the saturation dose was not far higher than 160 µmol $m^{-2} s^{-1}$. With an added F at 148 µmol $m^{-2} s^{-1}$ the I.E.R was higher than the S.E.R recorded with plants in darkness but lower than the I.E.R measured in plants treated by 0.5 h of F at 148 µmol $m^{-2} s^{-1}$ and then growing in darkness.

In a background W of 136 µmol $m^{-2} s^{-1}$ (Fig. 3, b), i.e. twice more than before, the I.E.R was also increased by adding F. The saturation F dose was not reached but with added F at 148 µmol $m^{-2} s^{-1}$ the I.E.R was higher than the I.E.R in darkness after a W pretreatment at 136 µmol $m^{-2} s^{-1}$

I.E.R and quantum flux ratio F/W

In all experiments, reported here, W came vertically from a bench of tubes above the plant and F came horizontally from the side of the plants. All fluence rates were measured with the sensor perpendicular to the flux. It was thus impossible to estimate with good accuracy the light conditions near the internodes and, as a consequence, to estimate the phytochrome photoequilibrium (ϕ) established in internodes. All the more since pigment screening of the photoreceptor in light grown plants introduced an other inaccuracy in such a measurement made by spectrophotometry *in vivo* or *in vitro* with dark grown material. For these reasons the quantum flux ratio F/W was preferred to $\bar{5}$ (ratio of the photon fluence rate in 10 nm wavebands centred at 660 nm and 730 nm ; Holmes & Smith, 1977a) or to ϕ. Obviously there is a linear relationship between the quantum flux ratio F/W and $\bar{5}$.

The relative F effect on I.E.R depended on the quantum flux ratio F/W (Fig. 4) for values between 0 and 1. For higher values this effect was only slightly changed.

Effect of continuous irradiations

Continuous F at 148 µmol $m^{-2} s^{-1}$ given to the internode did not produce a higher I.E.R than 0.5 h of F given at the beginning of darkness (Fig. 3, a). The effect of continuous R at 5 µmol $m^{-2} s^{-1}$ was studied in separate experiments. Plants were transferred directly from W at 500 µmol $m^{-2} s^{-1}$ to R or to darkness. S.E.R of 9 plants was recorded after the elongation had reached a constant rate, i.e., between 15 and 20 h after the beginning of R treatment or of darkness. S.E.R was very similar in the two treatments : S.E.R in darkness was 1.06 ± 0.07 mmh^{-1} and 1.05 ± 0.07 mmh^{-1} in

continuous R. These results confirm previous experiments in which elongation was measured only at the end of treatments (see Introduction).

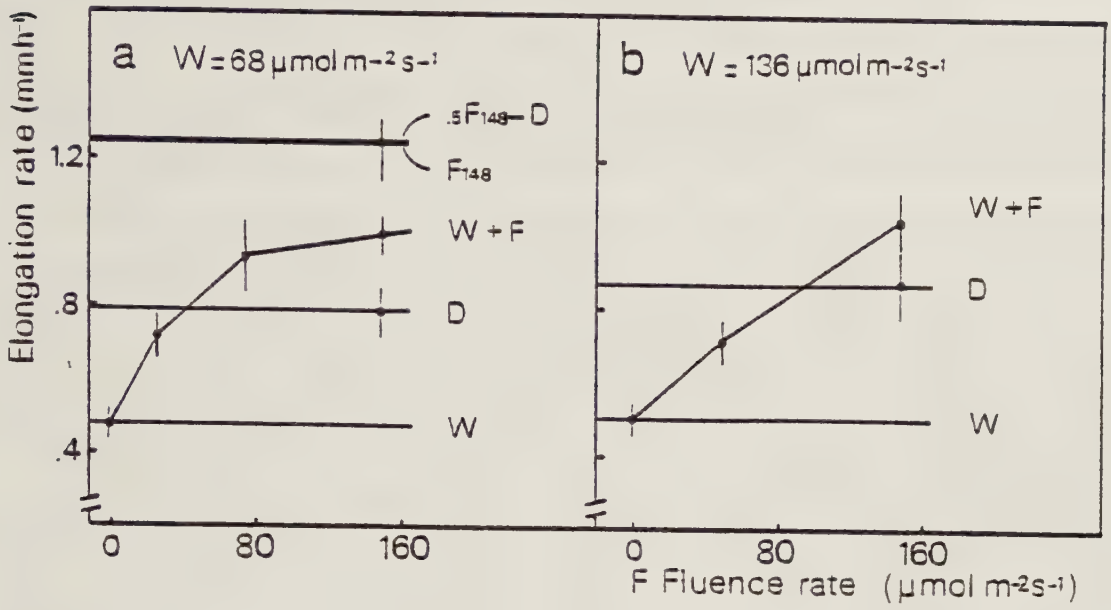


Fig. 3 Relationship between added F fluence rate and internode elongation rate. F was added selectively to internodes. .$5F_{148}$-D : 0.5 h of F, at 148 µmol m^{-2} s^{-1}, to internodes before darkness ; all other treatments were given continuously. Each point is the mean ± SEM of 8 plants.

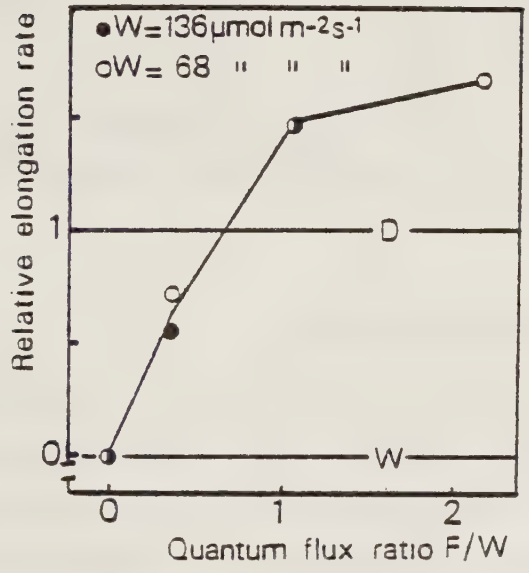


Fig. 4 Relationship between quantum flux ratio F/W and relative effect on internode elongation.

Discussion

Photoreceptor

The kinetics of the internode response to F added to a background W shows that this response is due to a sustained effect on elongation which is very quickly measurable and which does not last long after F switching off. This F effect can be observed even with a relatively high W photoinhibition of I.E.R. The relationship between S.E.R and the quantum flux ratio F/W indicates that explanation of the F effect cannot be founded on F fluence rate alone but is strictly dependent on the F/W ratio. This data is strongly in favour of phytochrome as receptor and the involvement of photosynthesis through the photosystem I can be excluded. As stated by Morgan et al. (1980) any supplementary light treatment changes both the phytochrome photoequilibrium and the phytochrome cycling rate. Their experiments gave some evidence suggesting that the cycling rate was not involved. In this work, similar relative changes of S.E.R were obtained with conditions leading theoretically to very different cycling rates of phytochrome. For instance F added at 148 μmol $m^{-2}s^{-1}$ produced the same relative effect on I.E.R in plants grown in background W at 136 μmol $m^{-2}s^{-1}$ than F added at 74 μmol $m^{-2}s^{-1}$ in plants grown in W at 68 μmol $m^{-2}s^{-1}$ even though the cycling rate may be supposed to be higher in the first condition than inthe second one. Thus the response of I.E.R to added FR in Vigna sinensis L. is not dependent on cycling rate but rather on the P_{FR} quantity or on the photoequilibrium of the phytochrome.

Phytochrome control of the photoinhibition

The photoinhibition is fluencerate dependent and at any fluence rate used added F stimulates S.E.R. On other hand a higher S.E.R was recorded with F treatments giving quantum flux ratios F/W greates than 0.7. These date show that phytochrome is not responsible for the photoinhibition but rather that it modulates the photoinhibition. This is also evidenced by the fact that continuous R light did not produce any inhibition of the I.E.R, as compared to I.E.R in darkness, while the $[P_{FR}]/[P]$ ratio is high in this condition. Thus with a low F/W ratio the photoinhibition depends on the

fluence rate of the light while with higher F/W ratio the photoinhibition depends also on the phytochrome state. Above a given value of F/W ratio the photoinhibition is no more expressed and phytochrome (P_{FR}) acts on the internode as in darkness, i.e. it has an inhibitory action linearly dependent on the P_{FR} quantity. In this way added F can produce I.E.R higher than darkness.

The nature of the receptor for the photoinhibition is uncertain and it has been variously attributed to different pigments. One reason may be that the final response measured, internode elongation, is, as shown by present results, controlled by at least three different actions of pigment(s), actions whose spectral sensitivities and fluence rate dependences may be different. Thus the experimental conditions are undoubtedly decisive. Furthermore discrepancies between results may also lie in actual differences in plant material sensitivity. Differences observed in various plants in response to added F (Morgan & Smith, 1979) are perhaps due to modification of the strength of the phytochrome control on the photoinhibition.

Role of leaves

The results suggest that leaves also control the photoinhibition of internode elongation since about 30 % of this inhibition cannot be reversed by a saturating dose of F given selectively to the internode. Unfortunately satisfactory selective lighting of leaves was not possible, avoiding direct proof of a role of leaves in Vigna sinensis L. S.E.R control.

References

Andersen, A. S. (1976) Regulation of apical dominance by ethephon, irradiance and CO_2. Physiologia Plantarum, 37, 303-308.

Antoniw, L. D. & Sprent, J. I. (1978) Growth and nitrogen fixation of Phaseolus vulgaris L. at two irradiances. 1. Growth. Annals of Botany, 42, 389-397.

Downs, R. J., Hendricks, S. B. & Borthwick, H. A. (1957) Photoreversible control of elongation of Pinto beans and other plants under normal conditions of growth. Botanical Gazette, 118, 199-208.

Field, R. J. & Jackson, D. I. (1975) Light effects on apical dominance. Annals of Botany, 39, 369-374.

Garrison, R. & Briggs, W. R. (1972) Internodal growth in localized darkness. Botanical Gazette, 133, 270-276.

Grime, J. P. & Jeffrey, D. W. (1965) Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. Journal of Ecology, 53, 621-642.

Holmes, M. G. & Smith, H. (1975) The function of phytochrome in plants growing in the natural environment. Nature (London), 254, 512-514.

Holmes, M. G. & Smith, H. (1977 a) The function of phytochrome in the natural environment. I. Characterization of daylight for studies in photomorphogenesis and photoperiodism. Photochemistry and Photobiology, 25, 533-538.

Holmes, M. G. and Smith, H. (1977 b) The function of phytochrome in the natural environment. IV. Light quality and plant development. Photochemistry and Photobiology, 25, 551-557.

Imhoff, C., Lecharny, A., Jacques, R. & Brulfert, J. (1979) Two phytochrome-dependent processes in Anagallis arvensis L. : flowering and stem elongation. Plant, Cell and Environment, 2, 67-72.

Lecharny, A. & Jacques, R. (1974) Phytochrome et croissance des tiges, variations de l'effet de la lumière en fonction du temps et du lieu de photoperception. Physiologie végétale, 12, 721-738.

Lecharny, A. & Jacques, R. (1980) Light inhibition of internode elongation in green plants. A kinetic study with Vigna sinensis L. Planta, 149, 384-388.

McIntyre, G. I. (1971) Apical dominance in the rhizome of Agropyron repens. Some factors affecting the degree of dominance in isolated rhizomes. Canadian Journal of Botany, 49, 99-109.

McIntyre, G. I. (1973) Environmental control of apical dominance in Phaseolus vulgaris. Canadian Journal of Botany, 51, 293-299.

McIntyre, G. I. (1977) Environmental control of lateral bud growth in the sunflower (Helianthus annuus). Canadian Journal of Botany, 55, 2673-2678.

Morgan, D. C. & Smith, H. (1979) A systematic relationship between phytochrome-controlled development and species habitat, for plants grown in simulated natural radiation. Planta, 145, 253-258.

Morgan, D. C., O'Brien, T. & Smith H. (1980) Rapid photomodulation of stem extension in light-grown Sinapis alba L. Studies on kinetics, site of perception and photoreceptor. Planta, 150, 95-101.

Satter, R. L. & Wetherell, D. F. (1968, a) Photomorphogenesis in Sinningia speciosa, cv. Queen Victoria. I. Characterisation of phytochrome control. Plant Physiology, 43, 953-960.

Satter, R. L. & Wetherell, D. F. (1968, b) Photomorphogenesis in Sinningia speciosa, cv. Queen Victoria. II. Stem elongation : interaction of a phytochrome controlled process and a red-requiring, energy dependent reaction. Plant Physiology, 43, 961-967.

Tarila, A. G. I., Ormrod, D. P. & Adepipe, N. O. (1977) Effects of phosphorus nutrition and light intensity on growth and development of the Cowpea (Vigna unguiculata L.). Annals of Botany, 41, 75-83.

Vince-Prue, D. (1977) Photocontrol of stem elongation in light-grown plants of Fuchsia hybrida. Planta, 133, 149-156.

Virzo de Santo, A. & Alfani, A. (1980) Adaptability of Mentha piperita L. to irradiance. Growth, specific leaf area and levels of chlorophyll, protein and mineral nutrients as affected by shading. Biologia Plantarum, 22, 117-123.

Warrington, I. J., Edge, E. A. & Green, L. M. (1978) Plant growth under high radiant energy fluxes. Annals of Botany, 42, 1305-1313.

White, J. C. & Mansfield, T. A. (1978) Correlative inhibition of lateral bud growth in Phaseolus vulgaris L. Influence of the environment. Annals of Botany, 42, 191-196.

5 - La photomodulation de la synthèse des acides gras dans les entrenœuds du Vigna sinensis L. en croissance

L'allongement des tiges des plantes vertes peut être très largement modulé par la lumière. L'action du phytochrome a été démontrée tant à l'obscurité qu'à la lumière. L'allongement cellulaire conduisant à l'allongement des tiges que nous mesurons nécessite une synthèse de membranes et donc de lipides. La synthèse des acides gras constitutifs des lipides dépend des facteurs de l'environnement : température et lumière entre autres.

Des expériences préliminaires nous avaient montré que les quantités des différents acides gras des entrenœuds du Vigna sinensis L. évoluaient différemment sous divers types d'éclairements. Seule la quantité d'oléate changeait, parallèlement à l'allongement des tiges.

Ces résultats ouvraient la possibilité d'une étude des relations entre la lumière, le phytochrome, la synthèse des acides gras, les membranes et l'allongement cellulaire.

Les expériences décrites maintenant constituent la première étape de cette étude.

Article soumis à Planta.

a - Effets des traitements lumineux et contenu en acides gras

b - Synthèse des acides gras et croissance des entrenœuds

c - Synthèse du $C_{18:1}$ et croissance des entrenœuds

d - Cinétique du contenu en $C_{18:1}$ à la lumière et à l'obscurité

e - Discussion

N. B. : Contrairement à ce qui a été fait pour les autres articles, la bibliographie de cet article, placée à la fin du texte (pages 83 et 84), n'est pas incluse dans la bibliographie générale.

Photomodulation of growth and specific changes in fatty acid synthesis in internodes of green Vigna sinensis L.

A. LECHARNY, A. TREMOLIERES, R. JACQUES

Laboratoire du Phytotron, C.N.R.S., 91190 Gif-sur-Yvette, France

Abstract

First internode growth of green Vigna sinensis L. can be widely modified by light or dark treatments. In all the treatments used there is a good correlation between the internode growth and the rate of C_{18-1} accumulation. None of the other fatty acids show such a correlation. The modulation by light is rapid : 4 h after a transition from dark to light a significant difference between light-treated plants and plants remained in darkness is observed.

Abbreviations : C_{16-0} : palmitoic acid ; C_{17} : heptadecanoic acid ; C_{18-0} : stearic acid ; C_{18-1} : octadecenoic acid ; C_{18-2} : linoleic acid ; C_{18-3} : linolenic acid ; D : darkness ; DW : dry weight ; FR : far-red light ; FW : fresh weight ; P_{FR} : phytochrome in the FR absorbing form ; R : red light ; W : white light.

Key words : fatty acid - internode growth - photoinhibition - phytochrome - Vigna sinensis L.

Running title : Light, internode growth and fatty acid synthesis.

Introduction

Stem elongation in plants grown in light is controlled by light. Three characteristic internode elongation rates can be distinguished : a slow one which is observed in high fluence rate white light (W) (Grime and Jeffrey, 1965) (Lecharny and Jacques, 1980), an intermediary one in darkness in plants transferred directly from daylight to darkness, and a rapid one in darkness but after a far-red irradiation (FR) lowering the P_{FR} content in plants (Downs et al., 1957). Whatever the kind of photoregulation, the mechanism is not known. A biochemical marker of the elongation would be of great interest in the determination of the reactions leading from the light reception to the internode response.

This work is an attempt to correlate fatty acid biosynthesis or the synthesis of a given fatty acid and the growth of internodes in plants grown in light. Synthesis of membranes and thus of lipids must occur during cell growth. Lipid biosynthesis has been studied in a number of developing plant tissues including greening and growing leaves (Trémolières and Lepage, 1971 ; Trémolières, 1972), developing seeds or roots (Applequist, 1975), ageing potatoes slices (Ben Abdel Kader et al., 1969) and other tissues (Cherif et al., 1975 ; Mohr and Kasemir, 1975). To the knowledge of the authors no extensive work has been done on green internodes during elongation. Lipid molecules are not as specific membrane markers as proteins, nevertheless there is a true specificity of lipid composition in the different subcellular membranes (Mazliak, 1977). Therefore the study of lipid biosynthesis during the development of a plant tissue gives indications of the membrane biosynthesis in the cells. This work is the first step in such a study applied to internode growth.

Materials and Methods

Growth of Plants

Seeds of Vigna sinensis L. (variety M 53) were germinated in vermiculite and grown for 4 days at 27°C and 70 % relative humidity in continuous W from high pressure mercury halide lamps (Osram, HQI TS 400).

Table 1 - Fatty acid composition of the 1st internode after 4 days of growth in W (t_0) and after an additive 24 h period of darkness. Means (± 1 s.e.m.). Percentage based on total fatty acids.

	t_0 *		24 h darkness **	
Fatty acid	quantity (µg)	%	quantity (µg)	%
C_{16-0}	18.0 ± 1.4	23.5 ± 0.8	24.8 ± 0.7	27.5 ± 0.2
C_{18-0}	6.8 ± 1.2	9.0 ± 0.5	8.6 ± 0.5	8.0 ± 0.5
C_{18-1}	5.8 ± 0.3	7.9 ± 0.4	9.0 ± 0.2	8.5 ± 0.3
C_{18-2}	16.4 ± 0.7	22.9 ± 0.5	22.8 ± 0.2	21.3 ± 0.3
C_{18-3}	27.6 ± 1.2	36.7 ± 1.1	37.0 ± 0.5	35.2 ± 0.8

* 20 plants

** 30 plants

At the beginning of the experiments, the first internode above the cotyledons was about 10 mm long ; two opposite leaves and a very small apical part were above the internode. Internode lengths were obtained by measurement with a calliper-square.

Light Treatments

FR and R sources were as in Lecharny, 1979. FR pretreatment was 20 min at 30 Wm^{-2} and R was 20 min at 1 Wm^{-2}. In all cases, except kinetics, the experiments lasted 24 hours. W was from fluorescent lamps (Sylvania, "Grolux WS") ; fluence rate was lowered by neutral filters.

Expression of Results

Length, fresh weight (FW), dry weight (DW), and fatty acid composition were analysed just before the beginning of the treatment (t_0) and at the end of the 24 h period of growth. At least 3 replicates of 10 plants each were analysed for each treatment. Standard error of the mean has been obtained for actual quantity and for relative quantity of each fatty acid by individual analysis of 20 internodes at t_0 and by individual analysis of 30 internodes for a 24 h treatment of darkness. Results are given in Table 1. For the C_{18-1} relative quantity the least significant difference was less than 9 ‰, at the 0.05 level, and for C_{18-1} amount it was less than 0.3 µg.

Fatty acid and chlorophyll estimation

Total amount of chlorophylls are measured according to Bruinsma (1963). For fatty acid analysis, lipids of ten internodes were extracted by grinding in methanol, chloroform and water according to Bligh and Dyer (1959). An internal standard, C_{17-0} (heptadecanoic acid) was added as free fatty acid after the first grinding in methanol to avoid any errors in extraction or methylation. Total fatty acid methyl esters were prepared by direct trans-methylation according to Carreau et Dubacq (1978) and the different fatty acid esters were analysed by gaz-liquid chromatography on a column of diethylenglycolsuccinate, 4 %, at 170°C.

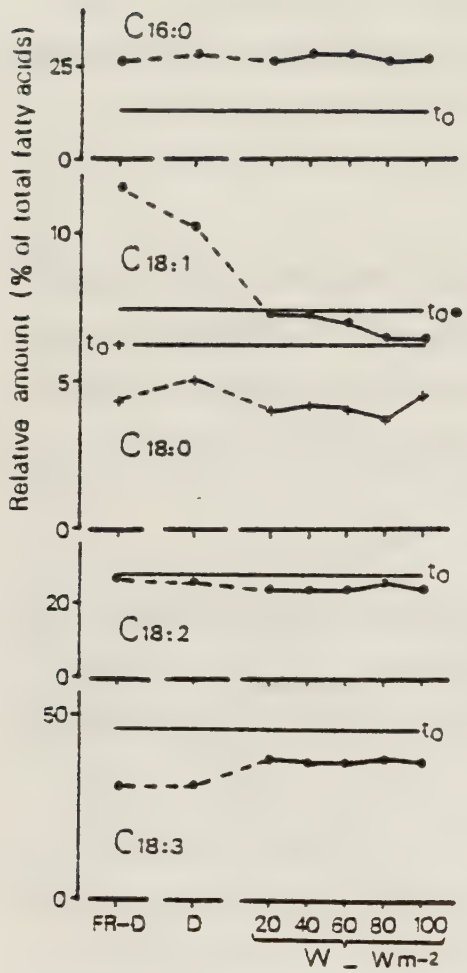


Fig. 1 - Effects of various light and dark treatments on fatty acid relative composition in the 1st internode. Each point is the mean of 3 replicates of 10 plants each.

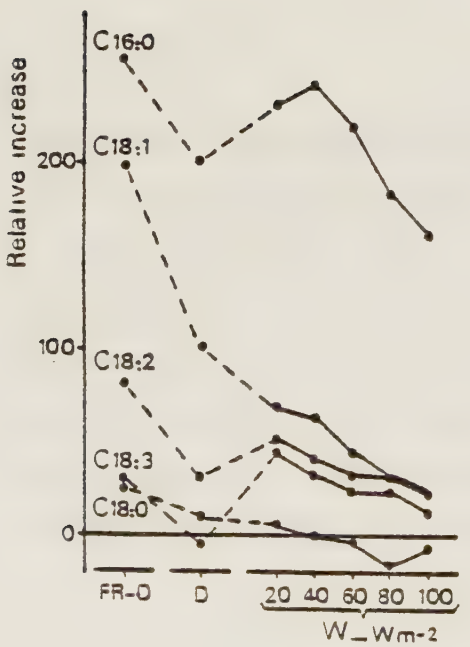


Fig. 2 - Effects of various light and dark treatments on fatty acid amount in the 1st internode. Relative increases are in % of the quantity at the beginning of the experiments. Values are from the same experiments as in Fig. 1.

Results

I - Fatty acid pools and light treatments

The relative size of the pool of each fatty acid was measured before and after a 24 h period of W of various fluence rate, in darkness and in darkness after a FR pre-treatment. In Fig. 1 results are expressed in % of the total fatty acids. The percentage of each fatty acid was nearly the same with any treatment except for C_{18-1}. After 24 h at high fluence rate W, C_{18-1} was about 6.5 % of the total fatty acids. It represented about 10.0 % after the same period in darkness and 11.5 % if FR pretreatment was given at the beginning of darkness. These differences are significant at the 0.05 level (see Materials and Methods).

The relative variations of the quantity of each fatty acid during the experiments is shown in Fig. 2. Results are expressed in % of the quantity of the plotted fatty acid at the beginning of the 24 h period (t_0). The C_{16-0} amount increased by about 200 % ; increases of the C_{18-2} and C_{18-3} amounts were smaller and the C_{18-0} content fluence rate of W was small. The lower the W fluence rate, the higher the increase in the C_{18-1} amount. In darkness the C_{18-1} content increased by about 100 % and a FR pretreatment raised this content up to about 200 % of the initial value.

These experiments clearly suggested that the synthesis of the C_{18-1} might possibly be linked to the rate of growth of the first internode in Vigna sinensis L.

II - Fatty acid synthesis and internode growth

Using the same treatments of light and darkness as previously, the possible correlations between the fatty acid composition and the growth of internode expressed as FW were studied. Results of 5 different experimental occasions were put together. There were at least three duplicates of ten plants in each treatment. The graphs presented in Fig. 3 include the data of 60 experimental points based on more than 600 plants. It is of importance to note that in all these experiments we have never observed any contradiction between the triplicates of an experimental occasion. The

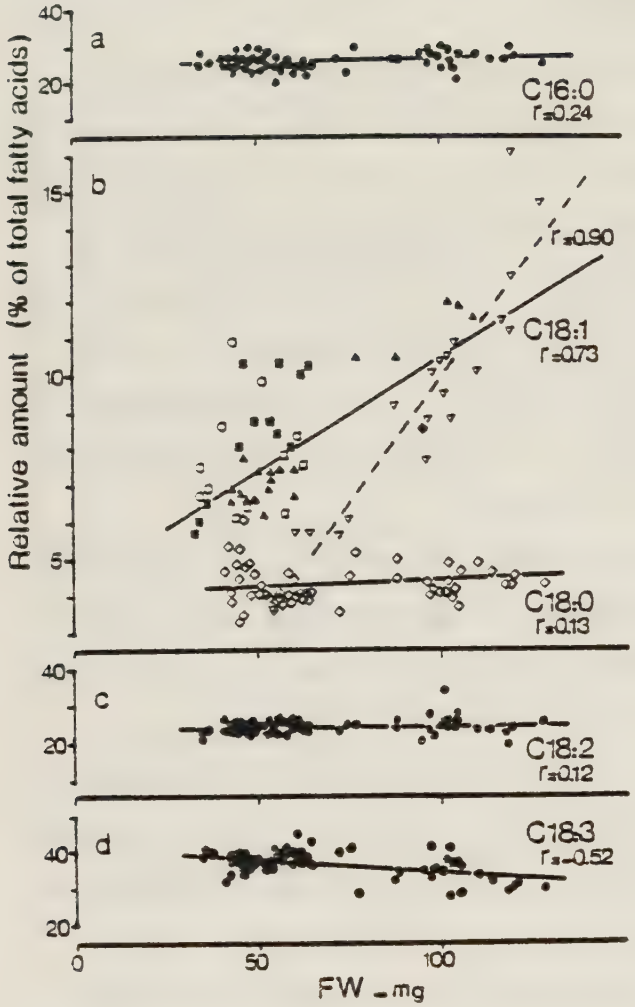


Fig. 3 - Relations between the relative amount of fatty acids and the growth of the 1st internode. In b (C_{18-1}) different symbols are for different occasions ; full lines are the regression lines obtained from all the points, dotted line is for open triangles only.

Table 2 - Coefficients of correlation between internode FW in mg and amount of each fatty acid per internode in µg. Each r is the mean of four experiments and the standard error of the mean (s. e. m.) is given.

Fatty acid	r	s. e. m.
C_{16-0}	+ 0. 25	0. 16
C_{18-0}	+ 0. 40	0. 20
C_{18-1}	+ 0. 87	0. 06
C_{18-2}	+ 0. 24	0. 29
C_{18-3}	- 0. 12	0. 21

curves of Fig. 3 show that there was a significant positive correlation ($r = 0.73$) between C_{18-1} relative quantity and internode growth. The factor of correlation was even greater (up to an r of 0.90) if different occasions were considered separately. None of the other fatty acids showed such a correlation. On account of the very high internode growth rate in Vigna sinensis L. (about 1 mm h^{-1}) a difference in the plant age of only some hours led to a significant difference in the length of internodes and thus in the fatty acid content. This prevented us from putting together different experimental results in the calculation of correlation. Nevertheless the comparison of correlation coefficients of various dependent data expressed in percentages - as is the case for fatty acids expressed in % of total fatty acids - may be misleading. For these reasons the mean of the correlation coefficients for internode FW and mass of fatty acids in four different experiments are given in table 2. There was a significant positive correlation between internode FW and C_{18-1} amount ; the variation of the coefficient was relatively small. The correlation coefficient between the internode FW and the mass of every other fatty acid was low in mean and highly variable.

III - C_{18-1} synthesis and internode growth

The fluence rate dependence of the photoinhibition of internode elongation in Vigna sinensis L. (previously described by Lecharny and Jacques, 1980) was confirmed (Fig. 4, a). In darkness the elongation was enhanced and a FR pretreatment gave an even greater elongation (Fig. 4, a). FW (Fig. 4, b), DW (Fig. 4, c) and C_{18-1} amount per internode (Fig. 4, d) showed exactly the same response as elongation. The chlorophyll contents did not respond in the same way as growth (Fig. 4, e), even in light.

The end-of-day effect of FR was controlled by phytochrome since the reversibility by R of this FR effect was obtained (Table 3) for C_{18-1} amount as for growth.

IV - Kinetic of C_{18-1} content in light and in darkness

After a 15 h dark period, increase of C_{18-1} content was lower in light than in darkness (Fig. 5, b). The light effect was significant after only

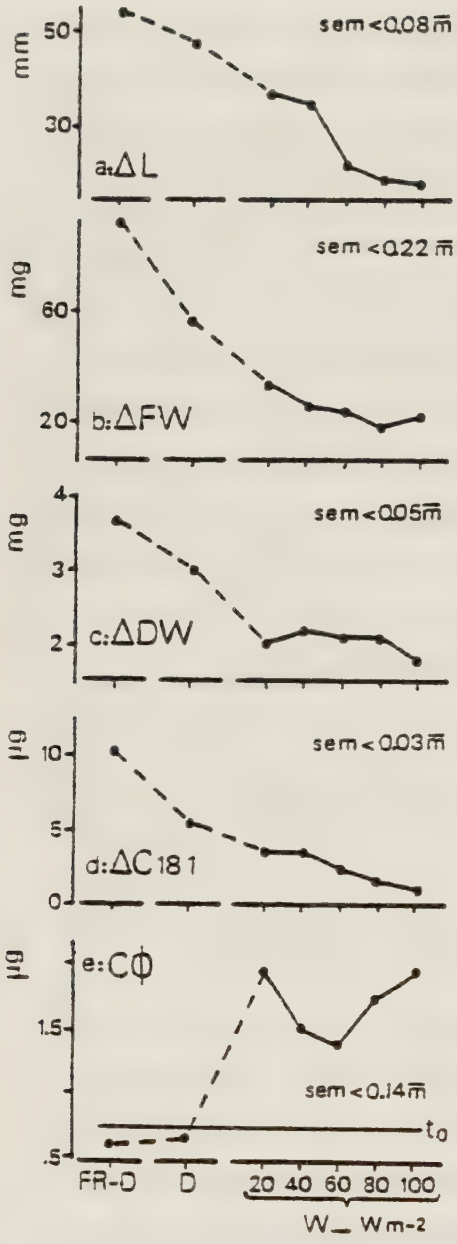


Fig. 4 - Effects of various light and dark treatments on elongation (a), increase in FW (b), DW (c) and C_{18-1} amount (d), and on chlorophyll content (e) of the 1st internode. Standard error of the mean (s. e. m) is given in function of mean (m).

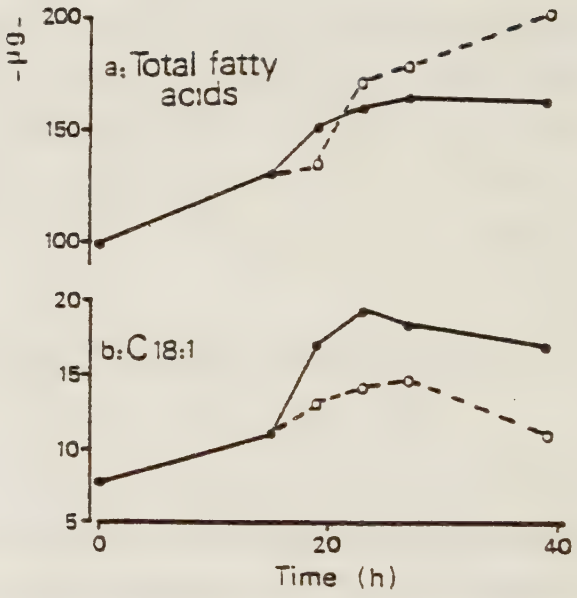


Fig. 5 - Kinetics of internode total fatty acid content (a) and C_{18-1} content (b), in W (o) or in D (•). Plants were transferred directly from W to D at t_0.

Table 3 - Effect of various light and dark treatments on growth of the 1st internode and on C_{18-1} amount per internode. Means (± s.e.m.) of 20 plants for length, FW and DW and of 5 x 10 plants for C_{18-1}.

treatment	length (mm)	FW (mg)	DW (mg)	C_{18-1} (µg)
t_0	12.8 ± 0.2	113.0 ± 1.5	11.1 ± 0.2	3.8 ± 0.2
24 D	27.0 ± 0.4	356.3 ± 6.4	21.6 ± 0.3	8.8 ± 0.4
FR*-24D	33.2 ± 0.5	472.5 ± 12.4	26.9 ± 0.5	12.1 ± 0.7
FR*-R**-24D	26.6 ± 0.5	356.2 ± 7.2	22.3 ± 0.3	7.7 ± 0.4

* 20 min FR

** 20 min R

4 h. Once more there was a very good correlation between the kinetic of C_{18-1} content in the internode and that of the elongation of the internode in the same conditions as previously described (Lecharny and Jacques, 1980). The specific effect of light on C_{18-1} synthesis was strengthened by the fact that in this experiment light after 15 h of darkness stimulated the increase of the total fatty acid amount (Fig. 5, a).

Discussion

Although this work clearly establishes a good correlation between the internode growth in green Vigna sinensis L. and the content of C_{18-1}, the physiological significance of this correlation remains to be elucidated. The variation in the pool of C_{18-1} cannot be linked to the synthesis of other fatty acids, since no precursor - product relationship between C_{18-1} and C_{18-2} or C_{18-3} were observed.

As a working hypothesis we propose that C_{18-1}, or more exactly the part of the pool of C_{18-1} linked to the rate of growth, might be located in a sub-cellular compartment specifically implicated in the growing process. In an other direction it has been previously demonstrated (Stowe and Obreiter, 1962) that some fatty acids, free or as methyl-esters, including oleate promote elongation of Pea stem sections removed from the plant in the presence of indolacetic acid or gibberellic acid. It was suggested that fatty acids may be directly implicated as effectors, in connection with plant hormones, in the regulation of stem growth. It is possible to imagine that in our system C_{18-1} synthesized by the growing cells must be used as an internal effector. But this hypothesis seems still uncertain since very little specificity was observed in the action of externally added fatty acids.

In fact, the main question is : is the C_{18-1} synthesis linked to the synthesis of a membrane, or of an effector, directly implicated in the elongation process or is this synthesis only a secondary effect resulting from elongation ?

Applequist, L.A. (1975) Biochemical and structural aspect of storage membrane lipids in developping oil-seeds in Recent advances in the chemistry and biochemistry of plant lipids, pp 247-286, Gaillard, T., Mercer, E.I., ed. London - New York - San Francisco : Academic Press 1975.

Ben Abdel Kader, A., Mazliak, P., Catesson, M. (1969) Biogenèse des lipides mitochondriaux au cours de la survie ('ageing') des disques de parenchyme de tubercule de pomme de terre. Phytochemistry 8, 1121-1157.

Bligh, E., Dyer, W.J. (1959) A rapid method of total lipid extraction and purification. Can. J. Biochem. Physiol. 37, 911-919.

Bruinsma, J. (1963) The quantitative analysis of chlorophylls a and b in plant extracts. Photochem. Photobiol. 2, 241-249.

Carreau, J.P., Dubacq, J.P. (1978) Adaptation of a macro-scale method to the micro-scale for fatty acid methyl trans-esterification of biological lipid extracts. Journ. of Chromatography 151, 384-390.

Cherif, A., Dubacq, J.P., Mache, R., Oursel, A., Trémolières, A. (1975) Biosynthesis of linolenic acid by desaturation of oleic and linoleic acids in several organs of higher and lower plants and in algae. Phytochemistry 14, 703-706.

Downs, R.J., Hendricks, S.B., Borthwick, H.A. (1957) Photoreversible control of elongation of Pinto beans and other plants under normal conditions of growth. Bot. Gaz. 118, 199-208.

Grime, J.P., Jeffrey, D.W. (1965) Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. J.Ecol. 53, 621-642.

Lecharny, A., Jacques, R. (1980) Light inhibition of internode elongation in green plants. A kinetic study with Vigna sinensis L. Planta 149, 384-388.

Lecharny, A. (1979) Phytochrome and internode elongation in Chenopodium polyspermum L. Sites of photoreception. Planta 145, 405-409.

Mazliak, P. Glyco and phospholipids of biomembranes in higher plants in Lipids and lipid polymers in higher plants, pp 48-74, Tevini, M., Lichtenthaler, H.K., ed. Berlin - Heidelberg - New York : Springer 1977

Mohr, H., Kasemir, H. (1975) Control of plastids development and chlorophylls synthesis by phytochrome. Proc. Ind. Natl. Sci. Acad. 41, 503-525.

Stowe, B.B., Obreiter, J.B. (1962) Growth promotion in pea stem sections by natural oils and isoprenoid vitamins. Plant Physiol. 37, 158-164.

Trémolières, A. (1972) Biosynthèse de l'acide linolénique dans la feuille de Pois. Phytochemistry 11, 3453-3460

Trémolières, A., Lepage, M. (1971) Changes in lipid composition during greening of etiolated Pea seedlings. Plant Physiol. 47, 329-334.

Trémolières, A., Mazliak, P. (1974) Biosynthetic pathway of α-linolenic acid in developping Pea leaves in vivo and in vitro study. Plant Science Letters 2, 193-201.

6 - Action du phytochrome sur l'allongement des tiges et sur la floraison : ressemblances et différences

Dans les jeunes plantes étiolées, les réponses via le phytochrome sont variées ; pour les expliquer, diverses hypothèses sur le mode d'action du pigment ont été proposées. Les réponses ont été rapportées soit à la quantité de P_{RS}, soit au photoéquilibre entre P_{RS} et P, soit enfin à la photoconversion cyclique entre deux formes du P_{RS} ($P_{RS} \rightleftharpoons P_{RS}$ X).

Dans les plantes vertes, nous avons montré que le rôle du phytochrome sur l'allongement des tiges, à la lumière comme à l'obscurité, peut s'expliquer uniquement sur la base de la quantité de P_{RS} présente, même si l'hypothèse du rôle du rapport P_{RS}/P ne peut être formellement écartée.

Le contrôle de la floraison des plantes de JL par le phytochrome pose encore de nombreux problèmes.

Deux études parallèles du contrôle par le phytochrome de la floraison et de l'allongement des tiges de l'Anagallis arvensis ont été entreprises en collaboration avec C. Imhoff et al.

L'interprétation des résultats a été réexaminée et une hypothèse unificatrice a été développée en se basant sur les résultats récemment publiés quant aux propriétés du phytochrome.

a - Le cas de l'Anagallis arvensis L.

Article paru dans Plant, Cell and Environment 1979, 2, 67-72.

Floraison et allongement des tiges : deux réponses sous la dépendance du phytochrome dans l'Anagallis arvensis L.

Plant, Cell and Environment (1979) 2, 67-72.

Two phytochrome-dependent processes in *Anagallis arvensis* L.: flowering and stem elongation

Ch. IMHOFF*, A. LECHARNY†, R. JACQUES† & J. BRULFERT† * Laboratoire du Phytotron, CNRS, 91190 Gif-sur-Yvette and Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire de Physiologie végétale, 75005 Paris: and † Laboratoire du Phytotron, CNRS, 91190 Gif-sur-Yvette, France

Received 18 October 1977; accepted for publication 16 January 1978

Abstract. Two phytochrome-dependent processes are compared in *Anagallis arvensis*, an absolute long-day plant: flowering and internode elongation. The effectiveness of red or far red radiation is different according to the length of the treatment and its position within the photoperiodic cycle: for both flowering and internode elongation, 15 h treatments with wavelengths above 700 nm are promotive, whilst wavelengths below 700 nm are inhibitory. In contrast, night breaks of 3 h red light ($\lambda < 700$ nm), given after the middle of the dark period, are promotive for flowering and inhibitory for internode elongation. These results are discussed in context with data reported in the literature on photoperiodic control of long-day plants.

Introduction

Phytochrome-dependent flowering of long-day plants can be achieved by two different methods: (a) night-breaks of sufficient duration and irradiance; (b) extensions of the main light period. Work performed at the Phytotron, Gif-sur-Yvette, France (Jacques & Jacques, 1969; Jacques, 1971; Blondon & Jacques, 1970) shows that the spectral dependency for flowering usually exhibits a peak at 700-710 nm for plants receiving a main light period of 9 h supplemented with 15 h of monochromatic radiation. However, in the case of *Calamintha nepetoides* (Tcha, Jacques & Jacques, 1976) 660 nm is the most effective wavelength for flower induction. No model exists as yet to explain the mechanism of photoperiodic induction of flowering. Nevertheless, some similarities are evident from numerous results reported in the literature (Lane, Cathey & Evans, 1965; Vince, 1965, 1966; Holland & Vince, 1971; Ishiguri & Oda, 1972, 1974; Evans, 1976). Red light provided either as a night break or as an extension of the main light period is effective only when applied during the second part of the dark period. In contrast, any light treatment which maintains a low level of Pfr (the far red absorbing form of phytochrome) in the plant (i.e. far red light or a convenient mixture of red and far red) will promote flowering when given during the first hours following the main light period, both as a night-break and as an extension of the main light period. In several cases, the inductive effect is increased by the succession of far red and red light during the dark period, whether they are separated by darkness or not.

In conclusion, it appears that in the case of long-day plants there are two distinct parts during the strictly inductive phase of the 24 h photoperiodic cycle: in the first part, red light is inhibitory, and a low level of Pfr favours flowering; in the second part, on the other hand, red light is promotive and a high level of Pfr favours flowering.

The role of phytochrome in stem growth is well established, both in young etiolated plants (Went,1941; Parker *et al.*, 1949; Borthwick & Hendricks, 1961; Went & Sheps, 1969; Fredericq & de Greef, 1972) and in green plants, grown under photoperiodic conditions. In these plants, stem elongation is governed by the level of Pfr at the beginning of the dark period (Downs, Hendricks & Borthwick, 1957; Kasperbauer, 1971; Lecharny & Jacques, 1974). Far red light of low energy and long duration (from several up to 15 h) results in a very strong stimulatory effect (Jacques, 1968; Satter & Wetherall* 1968). At least in one case the use of bichromatic irradiation has shown that phytochrome is the photoreceptor (Jacques, 1968).

It is generally accepted that the onset of darkness triggers two different transformations of Pfr, the presumed physiologically active form of phytochrome: irreversible destruction and reversion to Pr. It is thought that during the first part of the dark period, Pfr decreases to a level which is lower than the threshold permitting the operation of the phytochrome-dependent reactions; thus, a brief saturating irradiation with far red light will be effective only as long as the level of Pfr is above the threshold.

Applying this approach to the internode elongation response it has been established that Pfr is above the threshold for up to 14 h of darkness in *Phaseolus* (Downs *et al.*, 1957) and up to 12 h in *Sinningia speciosa* (Satter & Wetherell, 1968) and *Fuchsia hybrida* (Vince-Prue, 1977). Red light reversibility was obtained in each case.

Correspondence: J. Brulfert, Laboratoire du Phytotron, CNRS, 91190 Gif-sur-Yvette, France.

0140-7791/79/0300-0067$02.00

© 1978 Blackwell Scientific Publications

* lire Wetherell

In *Chenopodium polyspermum*, the level of Pfr is rather high, at least till the 11th hour of darkness (Lecharny & Jacques, 1974), so that growth inhibition occurs. In this case, red light reversibility was also obtained.

It had been previously established, for some particular experimental conditions at least, that flowering of *Anagallis arvensis* depends on the phytochrome system (Imhoff, Brulfert & Jacques, 1971). Unpublished results also showed similarity in the spectral dependence for internode elongation and for flowering in this plant. The purpose of the present paper is to describe further the role of phytochrome in flower induction and in internode elongation of *Anagallis arvensis* as a contribution to the general knowledge of the behaviour of long-day plants.

Materials and methods

Plant material

Anagallis arvensis, an absolute long-day plant, was obtained by cuttings from a clone under non-inductive short days at the Phytotron, Gif-sur-Yvette, France. Before the experiment, plants were grown for 15 days at 22°C, 1.321 kPa water vapour pressure, and short days of 9 h white light from combined incandescent and fluorescent lamps (100 W m^{-2} at the level of the plants). This main light period was utilized throughout the experimentation.

Experimental conditions

The 9 h main light period was either supplemented with 15 h of continuous red, far red or monochromatic radiation (Fig. 1, A) or was followed by 15 h darkness interrupted by red or far-red light of various durations (Fig. 1, B–E; Fig. 5). In this latter case, light periods were always followed by 15 min of far red in order to obtain a defined drop of the Pfr level.

Red light was from a Philips TL 15 fluorescent lamp (λ max.: 660 nm; 50 nm band-width; Fig. 2); the energy at the level of the plants was 0.9 W m^{-2}. Far-red light was from incandescent light filtered through red and blue rhodoid filters (λ max > 680 nm; irradiance 730/700 = 3.5; Fig. 2); the energy was about 10 W m^{-2} (5% of it between 680 and 750 nm). Monochromatic radiation was provided by the spectrograph of the Phytotron, Gif-sur-Yvette, (Jacques *et al.*, 1964). The wavelengths were between 660 and 730 nm, with a 7 nm band-width. The photon fluence rate was 0.5 μmol m^{-2} s^{-1} (0.9 W m^{-2} at 660 nm). The temperature was 22°C and the water vapour pressure 1.321 kPa.

Internode elongation experiments utilize internodes of initial length (il) between 12 and 18 mm; elongation (Δl) was evaluated after one or two 24 h cycles and expressed as relative growth (Δl/il) in percent of the control plants (Fig. 1, control) which received 15 min of far red + 15 h of darkness.

Flowering was observed about 1 month after the end of the inductive treatment. Ten to fifty plants were used for each experiment and returned to non-inductive short day conditions for floral expression. Results were expressed as the percentage of flowering plants.

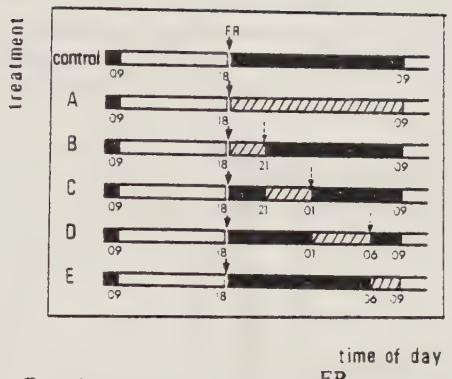


Figure 1. Experimental conditions. ▭ FR ▬: main light period of 9 h, followed by 15 min of far-red light. ▬: darkness. ▨: red, far red or monochromatic radiation followed by 15 min of far red (↓) (see text for energy and spectrum of these monochromatic treatments). Each treatment was applied for one to seven cycles of 24 h.

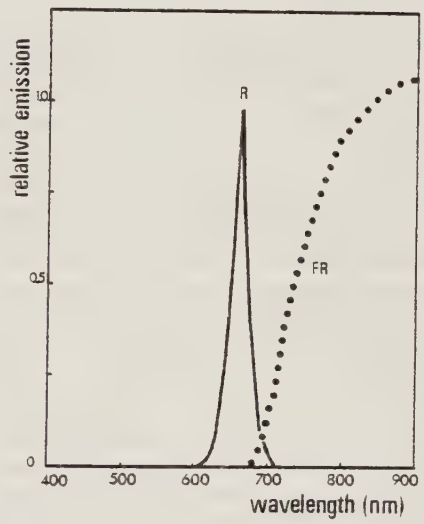


Figure 2. Relative spectral emissions of the red and far red light used in the experiments. Red: — Philips TL 15 fluorescent tube. Far red: ..... incandescent lamps filtered through a combination of red and blue rhodoid filters. Measurements performed with an Isco spectroradiometer.

Results

The spectral dependency of flowering, established with 15 h monochromatic irradiation following the main light period (Fig. 1, control and A) shows that the effective wavelengths are from 700 to 720 nm (Fig. 3A) and require a minimum treatment of three cycles. Under red light (675–700 nm) in contrast, the plants remain vegetative, even when the number of cycles is increased up to 5. The spectral dependency for internode elongation shows (Fig. 3B) that wavelengths between 660 and 700 nm (high Pfr level) are inhibitory, and wavelengths between 700 and 730 nm (low Pfr level) are stimulatory. Hence

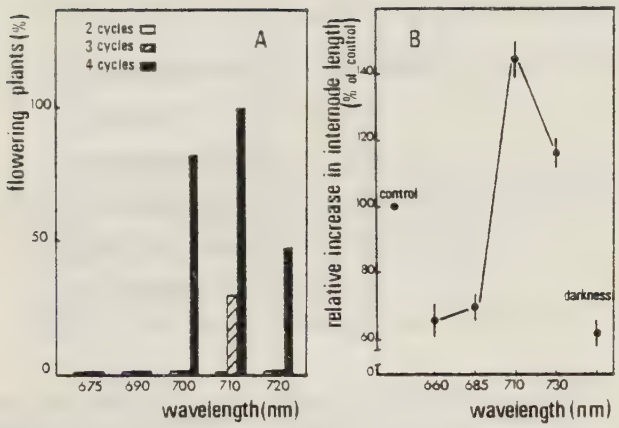


Figure 3. A–Spectral dependency for flowering in *Anagallis*. Irradiation with 0.9 W m^{-2} for 15 h. Flowering expressed as % of flowering plants.
B–Spectral dependency for internode elongation in *Anagallis*. Isoquantic irradiations with 0.5 µmol m^{-2} s^{-1} (0.9 W m^{-2} at 660 nm) for 15 h. One cycle of 24 h. 10 to 14 plants for each experiment. Relative increase in internode length is expressed as % of the control plants growth; compare with the plants transferred directly in darkness, without 15 min far red ("darkness"). Vertical lines indicate one standard error of the mean.

700 nm appears as a critical wavelength, as is the case for flowering.

Fifteen minutes of far red at the beginning of the dark period does not induce flowering but strongly stimulates internode elongation (Table 1a); hence Pfr is present for several hours after the beginning of the dark period and inhibits internode growth. Involvement of phytochrome is established by reversion of the far-red effect by 10 min of red following the far red (Table 1b). This short-term response affords a method for evaluating the decay of Pfr in the plant by measuring the elongation obtained when the 15 min of far red are given after increasing lengths of darkness. In *Anagallis arvensis*, as in many other plants, during the whole 15 h dark period a 15 min far red treatment has a stimulatory effect on internode elongation, showing that Pfr persists in darkness.

Table 1. Internode elongation in *Anagallis arvensis*. (a) Effect of 15 min far red light given at the end of the main light period; (b) Reversibility of this effect by 10 min red light. Treatments of two cycles of 24 h, each.

Treatments	Number of plants	Relative growth increment ± SE
(a) 9 h main light period + 15 h darkness	16	50.4 ± 6.3**
9 h main light period + 15 min far red + 14h45 darkness	17	81.2 ± 7.2**
(b) 9 h main light period + 15 h darkness	33	35.8 ± 0.8
9 h main light period + 15 min far red + 10 min red + 14h45 darkness	32	35.6 ± 1.0

** Highly significant difference: $P < 0.01$.

A more detailed approach to the responses of *Anagallis arvensis* was to determine the periods of sensitivity to light during the 15 h darkness. Different photostationary states of Pfr were established in the plants by red or far red irradiation, given during periods shorter than 15 h (Fig. 1B–E). To ascertain the actual specific effects of red and far red, and to prevent errors resulting from unknown amounts of Pfr present before or after the light periods, Pfr has to be transformed into Pr by 15 min of far red light given before each dark period (Jacques & Lecharny, 1976). Concerning flowering, Table 2 shows that during the first and last 3 h of the dark period, red or far red are ineffective (Fig. 1B–E), and that flowering is obtained when red light is applied according to treatment D (Fig. 1) for two 24 h cycles, and also according to treatment C (Fig. 1), for three cycles (23% of flowering plants). Under the same experimental conditions, far red given according to treatment D (Fig. 1) during four cycles, promotes a lower degree of flowering.

The effectiveness of treatment D on flowering was more accurately determined under monochromatic radiation. A high proportion of flowering plants was obtained at wavelengths between 660 and 680 nm (Table 3), i.e. in the spectral region resulting in a maximal level of Pfr. The minimal number of cycles for induction under these conditions is two. The efficient spectrum can be extended to 700 nm although with a weak effect only; this could explain the low percentage of flowering plants obtained under treatment D (Table 2, FR).

Table 2. Effect on flowering of red (R) or far red (FR) light treatment applied at different moments during the 15 h darkness period following the main light period. Treatments B, C, D and E (see Fig. 1); 3 to 7 experiments, ten plants for each condition; results expressed as percent of flowering plants.

Number of cycles	Treatment (as in Fig. 1)							
	B		C		D		E	
	R	FR	R	FR	R	FR	R	FR
1	0	0	0	0	11	0	0	0
2	0	0	0	0	100	0	0	0
3	0	0	23	0	100	0	0	0
4	0	0	33	0	100	13	0	0
5	0	0	93	0	100	71	0	0
6	0	0	100	0	100	87	0	0
7	0	0	100	0	100	56	0	0

Table 3. Spectral dependency (660–720 nm) for flowering. Treatment D (see Fig. 1); ten plants for each condition; results expressed as the number of flowering plants

Number of cycles	Wavelength					
	660	680	690	700	710	720
1	0	0	0	0	0	0
2	5	1	0	0	0	
3	10	9	7	1	0	

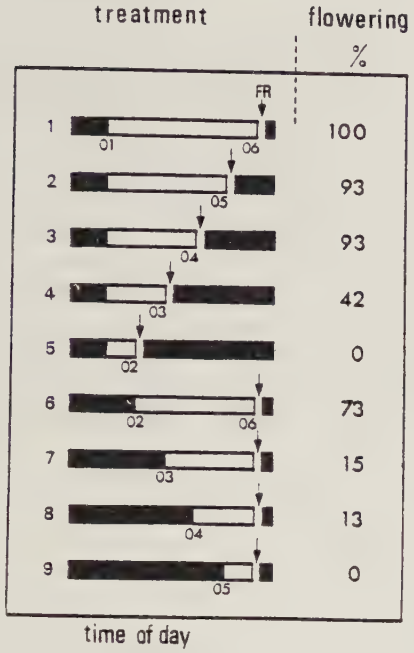


Figure 4. Effect on flowering of the length and the moment (time of day) of red light treatments during the 15 hour dark period. 10 to 20 plants each experiment. Two cycles of 24 h. Flowering is expressed as in Fig. 3A ■: darkness; □: red light; □ + ■: 15 min far red light.

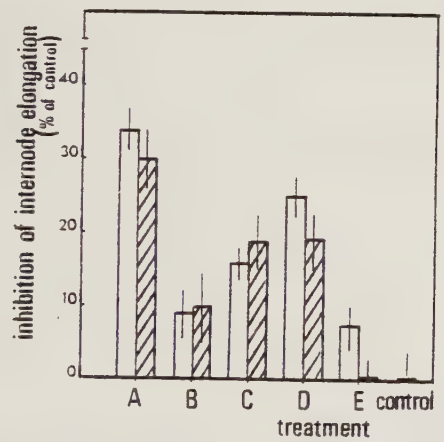


Figure 5. Inhibition of internode elongation by red light treatment (□: 660 nm; ▨: 685 nm) given at different moments during the 15 hours dark period (see treatments A to E, Fig. 1). One cycle of 24 h. 10 to 16 plants, each treatment. Inhibition expressed as the % of the relative increase in internode length (± one S.E. of the mean) of the control plants which received 15 min far red + 15 hour darkness.

Minimum duration of red light treatment required to obtain flowering has been accurately determined by the experiments reported in Fig. 4, with 2 successive photoperiodic cycles. Schedules were 1, 2, 3 or 4 h red light per cycle, applied at different moments of the 01.00 hours to 06.00 hours interval shown to be efficient under treatment D (Fig. 1). Results (Fig. 4) show that 3 h of red light within this interval are the minimum required to obtain a maximum of flowering plants (93%, experiment 3), if the 3 h of red light are placed from 01.00 to 04.00 hours. These experimental conditions, repeated for two cycles, are shown to be the most efficient system to obtain flowers in *Anagallis arvensis* under strict photoperiodic conditions.

Concerning internode elongation, and dividing the 15 h period according to schedules shown in Fig. 1B-E, red light is inhibitory especially during the periods corresponding to treatments C and D (Fig. 5).

Discussion

The spectral dependency of flowering and internode elongation in *Anagallis* are similar under 15 h supplementary light treatments. The difference between the effect of red and far red on flowering is a qualitative one. Internode elongation, however, is a quantitative response since a total absence of response can never be observed. A high level of Pfr, or a high ratio of Pfr: Pr, maintained for 15 h prevents flowering and does not favour internode elongation. The removal of Pfr by a far red light treatment as short as 15 min at the beginning of the night highly promotes elongation but not flowering.

The use of an elongation-type response to light treatments affords evidence for a conspicuous persistence of Pfr at such a high level that the effects of 15 min far red can be perceived during the 15 h dark period (it can be underlined that this period corresponds to the long night in the usual short-day treatment, non-inductive for flowering).

According to the length of treatment, monochromatic (red or far red) radiation presents contradictory effects on flowering; red light is inactive when applied to the plants during a 15 h period; it promotes flowering, however, when given as a 3-5 h treatment, placed in the middle of the dark period.

The observed elongation responses to different light schedules do not present this contradiction since red light is inhibitory when applied over 15 h or as night breaks. Nevertheless, treatment D (Fig. 1) (i.e. night break after the middle of the dark period) emphasizes a phase of greater effectiveness of red light, as on flowering. This suggests kinetic similarities between different phytochrome-dependent processes in the plant. This parallel behaviour has already been pointed out in *Kalanchoe blossfeldiana* (Brulfert, Guerrier & Queiroz, 1975) an absolute short-day plant, considering flowering, Crassulacean acid metabolism and polyphenol biosynthetic pathways under short days. Similarly, in *Chenopodium polyspermum* (Jacques & Lecharny, 1976) red light irradiation between the 7th and the 12th hour of the night achieves inhibition both of flowering and of internode elongation.

The case of *Anagallis* fits one of the models proposed by Vince-Prue (1976) for the flowering of photoperiod-controlled plants, the response of *Anagallis* being of the 'long-day' type as defined by Vince-Prue. Red light is more effective when applied in the second part of the dark period, and the 'long-night' response, which is characterized by a low Pfr requirement in the first part

of the night, does not seem to occur since far red has no effect on flowering when given during that period, in contrast to the results obtained with *Hyoscyamus* and *Anethum* by Borthwick (1959), and with *Lemna* by Ishiguri & Oda (1972, 1974).

It appears from preliminary work that the stimulatory effect of a red light break (during the second part of the night) can be antagonized by the inhibitory effect of the same treatment given during the first part of the night. This is consistent with results reported by Lane *et al.* (1965), Vince (1965, 1966), Holland & Vince (1971), Evans (1976). An interpretation of these seemingly opposite responses would be founded on the hypothesis of an endogenous rhythm of sensitivity to the Pfr signal, according to the model proposed by Bünning (1964); the response of the plant would depend on the coincidence between a high Pfr: Pr ratio and a particular phase of the rhythm, and would be first inhibitory, then stimulatory. On that basis, how could we explain the inhibitory effect on flowering of 15 h supplementary red light? Evans (1976) proposed an explanation for these contradictory effects of red light applied for short or long periods: the optimum effectiveness for light treatments of long duration would be located at about 700 or 710 nm for most long-day plants (Evans *et al.*, 1965; Jacques & Jacques, 1969; Blondon & Jacques, 1970; Imhoff *et al.*, 1971) and this radiation would permit one of two processes to occur, depending on either a low or a high Pfr: Pr ratio.

A more recent hypothesis (Jose & Vince-Prue, 1978) proposes that the response of the plant depends on two phytochrome-controlled processes; one of them, named the 'static mode reaction', is triggered by one exposure to light, and is then controlled by the Pfr: Pr ratio induced by the radiation whilst the second, a 'dynamic mode reaction', requires a longer irradiation. Experimental results (Jose & Vince-Prue, 1978) on *Fuchsia*, on *Glycine* and *Phaseolus* indicated that the elongation response would depend on the two types of phytochrome action. Such a hypothesis would afford an explanation for the two different responses of *Anagallis* to irradiation of long or short duration: both elongation or flowering in response to 15-h irradiations agree with the 'dynamic mode reaction' model. As it has been shown that a high Pfr:Pr ratio persists in plants maintained in darkness during a long night period, we can consider that the 'static mode reaction' of phytochrome is involved in the effect of red in the second part of the night (Fig. 5, treatment 1). Preliminary results indicate that 5 h of red in the second part of the night can be replaced by 15 min of the same irradiation at least every 90 min. The parallelism between elongation and flowering responses is once more demonstrated.

References

Blondon, F. & Jacques, R. (1970) Action de la lumière sur l'initiation florale du *Lolium temulentum* L.: spectre d'action et rôle du phytochrome. *Comptes Rendus Academie Sciences (Paris)*, **270**, 947–950.

Borthwick, H.A. (1959) Photoperiodic control of flowering. In: *Photoperiodism and Related Phenomena in Plants and Animals* (Ed. by R. B. Withrow), pp. 275–287. American Association for the Advancement of Science, Washington.

Borthwick, H.A. & Hendricks, S.B. (1961) Effects of radiation on growth and development. In: *Handbuch der Pflanzen Physiology* (Ed. by W. Ruhland), vol. XVI, pp. 299–300. Berlin-Heidelberg: Springer.

Brulfert, J., Guerrier, D. & Queiroz, O. (1975) Photoperiodism and enzyme rhythms: kinetic characteristics of the photoperiodic induction of Crassulacean Acid Metabolism. *Planta*, **125**, 33–44.

Bünning, E. (1964) *The Physiological Clock*. New York, Springer Verlag.

Downs, R.J., Hendricks, S.B. & Borthwick, H.A. (1957) Photoreversible control of elongation of Pinto beans and other plants under normal conditions of growth. *Botanical Gazette*, **118**, 199–208.

Evans, L.T. (1976) Inflorescence initiation in *Lolium temulentum* L. XIX. The role of phytochrome in long day induction. *Australian Journal of Plant Physiology*, **3**, 207–217.

Evans, L.T., Borthwick, H.A. & Hendricks, S.B. (1965) Inflorescence initiation in *Lolium temulentum* L. VII. The spectral dependence of induction. *Australian Journal of Biological Science*, **18**, 745–762.

Fredericq, H. & De Greef, J.A. (1972) Control of vegetative growth by red, far red reversible photoreactions in higher and lower plant systems. In: *Phytochrome* (Ed. by K. Mitrakos & W. Shropshire). London and New York: Academic Press.

Holland, R.W.K. & Vince, D. (1971) Floral initiation in *Lolium temulentum* L.: the role of phytochrome in the responses to red and far-red light. *Planta*, **98**, 232–243.

Imhoff, C., Brulfert, J. & Jacques, R. (1971) Mise à fleurs en éclairement monochromatique de l'*Anagallis arvensis* L., plante de jour long absolue: spectre d'action et rôle du phytochrome. *Comptes Rendus Academie Sciences (Paris)*, **273**, 737–740.

Ishiguri, Y. & Oda, Y. (1972) The relationship between red and far red light on flowering of the long day plant *Lemna gibba*. *Plant & Cell Physiology*, **13**, 131–138.

Ishiguri, Y. & Oda, Y. (1974) Flowering of the long day plant *Lemna gibba* under short day schedules composed of red and far red light. *Plant & Cell Physiology*, **15**, 287–293.

Jacques, M. (1971) Modalités d'action des différents procédés de l'induction florale chez deux Chenopodiacées de jour long: le *Blitum capitatum* L. et le *Blitum virgatum* L. *Physiologie Végétale*, **9**, 461–474.

Jacques, M. & Jacques, R. (1969) Spectre d'action de l'induction florale de deux Chenopodiacées de jour long. *Comptes Rendus Academie Sciences (Paris)*, **269**, 2107–2109.

Jacques, R. (1968) Action de la lumière par l'intermédiaire du phytochrome sur la germination, la croissance et le développement de *Chenopodium polyspermum* L. *Physiologie Végétale*, **6**, 137–164.

Jacques, R., Chabbal, R., Chouard, P. & Jacquinot, P. (1964) Mise au point d'un illuminateur spectral à usage biologique. *Comptes Rendus Academie Sciences (Paris)*, **259**, 1581–1584.

Jacques, R. & Lecharny, A. (1976) Photomorphogenèse du *Chenopodium polyspermum* L. In: *Etudes de Biologie végétale. Hommage au Professeur P. Chouard* (Ed. by R. Jacques), pp. 419–427. Paris.

Jose, A.M. & Vince-Prue, D. (1978) Phytochrome action: a reappraisal. *Photochemistry and Photobiology*, **27**, 209–216.

Kasperbauer, M.T. (1971) Spectral distribution of light in Tobacco canopy and effects of end of day light quality on growth and development. *Plant Physiology*, **47**, 775–778.

Lane, H.C., Cathey, H.M. & Evans, L.T. (1965) The dependence of flowering in several long day plants on the spectral composition of light extending the photoperiod. *American Journal of Botany*, **52**, 1006–1014.

Lecharny, A. & Jacques, R. (1974) Phytochrome et croissance des tiges; variations de l'effet de la lumière en fonction du temps et du lieu de photoréception. *Physiologie. Végétale*, **12**, 721–738.

Parker, M.W., Hendricks, S.B., Borthwick, H.A. & Went, F.W. (1949) Spectral sensitivities for leaf and stem growth of etiolated Pea seedlings and their similarity to action spectra for photoperiodism. *American Journal of Botany*, **36**, 194–204.

Satter, R.L. & Wetherell, D.F. (1968) Photomorphogenesis in *Sinningia speciosa* cv. queen Victoria I. Characterisation of phytochrome control. *Plant Physiology*, **43**, 953–960.

Tcha, K.H., Jacques, R. & Jacques, M. (1976) Spectre d'action de la lumière sur l'induction florale du *Calamintha officinalis* ssp. *nepetoides* et rôle du phytochrome. *Comptes Rendus Academie Sciences (Paris)*, **283**, 341–344.

Vince, D. (1965) The promoting effect of far red light on flowering in the long day plant *Lolium temulentum* L. *Physiologia Plantarum*, **18**, 474–482.

Vince, D. (1966) An interpretation of the promoting effect of far-red light on the flowering of long day plants. *Photochemistry and Photobiology*, **5**, 449–450.

Vince-Prue, D. (1976) Phytochrome and photoperiodism. In: *Light and Plant Development* (Ed. by H. Smith), pp. 347–369. Butterworths, London.

Vince-Prue, D. (1977) Photocontrol of stem elongation in light grown plants of *Fuchsia hybrida*, *Planta*, **133**, 149–156.

Went, F.W. (1941) Effects of light on stem and leaf growth. *American Journal of Botany*, **28**, 83–95.

Went, F.W. & Sheps, L.O. (1969) Environmental factors in regulation of growth and development: ecological factors. In: *Plant Physiology, a Treatise* (Ed. by F. C. Steward), pp. 300–406. New York: Academic Press.

b - La stabilité du P_{RS} à l'obscurité dans les plantes vertes

b.1 - Allongement des tiges et floraison : le mode d'action du phytochrome est-il le même ?

Les expériences réalisées selon les mêmes protocoles montrent que les effets d'éclairements sont similaires pour la floraison et pour l'allongement des tiges de l'Anagallis arvensis :

- la dépendance spectrale de la floraison et de l'allongement est la même quand des éclairements complémentaires de 15 heures sont donnés après la période d'éclairement trophique. Dans les deux cas, il est observé un optimum de sensibilité à 710 nm (Fig. 3, page 88). Ce type de réaction dans les plantes vertes a été discuté précédemment (page 24).
- la sensibilité à des éclairements de lumière R de quelques heures n'est pas constante. Elle est optimale pour la floraison comme pour l'allongement des entrenœuds dans la période D, c'est-à-dire entre la 7ème et la 12ème heure d'obscurité (tableau 2, page 88 et Fig. 5, page 89).

Ces deux réponses de l'Anagallis arvensis semblent donc pouvoir s'expliquer par l'action du phytochrome selon les modèles proposés par Vince-Prue (1976) ou Evans (1976). Ces modèles combinent l'hypothèse de l'existence d'un rythme endogène de sensibilité au P_{RS} au cours d'une nuit longue et la diminution de la quantité de P_{RS} à l'obscurité. Cependant, lorsque l'évolution des quantités en P_{RS} à l'obscurité dans les plantes vertes est suivie par les différentes méthodes indirectes utilisables dans ce matériel, des résultats contradictoires sont obtenus selon la réponse finale qui est mesurée.

b.2 - Evolution du phytochrome à l'obscurité dans les plantes vertes

Les méthodes :

Dans les jeunes plantes étiolées, il est possible à tout moment de mesurer le rapport P_{RS}/P ou la quantité relative de P_{RS} par spectrophotométrie. Il n'en est pas de même dans le matériel vert à cause des très faibles quantités de phytochrome dans les plantes soumises à la lumière (Jabben et Deitzer, 1978 a, b ; Hunt et Pratt, 1980) et à cause des effets de la chlorophylle sur les dosages spectrophotométriques (Siegelman et Butler, 1965 ; Grill, 1972, 1977 ; Jose et al., 1977). Il est cependant d'un intérêt évident d'essayer de relier les réponses observées à l'état du phytochrome dans les plantes vertes. Plusieurs méthodes indirectes ont été utilisées :

. méthode 1 : dans de nombreux cas, l'état du phytochrome est estimé spectrophotométriquement avec du matériel étiolé exposé aux mêmes sources de lumière que celles utilisées avec les plantes vertes sur lesquelles l'effet est observé. Il est malheureusement impossible à l'heure actuelle de transposer les résultats ainsi obtenus avec le matériel étiolé au matériel chlorophyllien.

. méthode 2 : cette méthode utilise les réponses de la plante à des éclairements mixtes de lumière R + RS. L'éclairement mixte n'ayant pas d'effet sur la réponse mesurée est considéré comme celui qui établit dans les plantes le même rapport P_{RS}/P que celui effectivement contenu au moment de l'éclairement. C'est la méthode dite du "point nul" (Cumming et al., 1965) (Evans et King, 1969) (King et al., 1978). Cette méthode repose sur l'une des deux hypothèses suivantes :

- le rapport P_{RS}/P définit la réponse
- le phytochrome est en quantité constante à l'obscurité

Une forme simplifiée de cette méthode est fréquemment utilisée : des interruptions de nuit, soit en lumière rouge, soit en lumière RS, sont données à différents moments d'une période d'obscurité.

. méthode 3 : en 1979, Jose et Schäfer montrèrent qu'il était possible d'évaluer le rapport P_{RS}/P en mesurant l'activité d'enzymes membranaires in vitro. Un test utilisant l'activité de l'hexokinase a ensuite été développé (Vince-Prue et al., 1980).

Les résultats :

La méthode spectrophotométrique (1), appliquée au matériel étiolé, indique que le P_{RS} disparaît à l'obscurité après quelques heures (cf. Introduction, page 2).

La méthode 2 et la méthode 3, appliquées à la floraison des plantes vertes, montrent que le rapport P_{RS}/P diminue rapidement à l'obscurité et s'annule en quelques heures.

Cependant, la méthode simplifiée, appliquée à l'allongement des tiges des plantes vertes, montre que du P_{RS} demeure dans les plantes pendant de nombreuses heures à l'obscurité (Downs et al., 1957) (Satter et Wetherell, 1968a).

Ce point a été de nouveau étudié avec le Chenopodium polyspermum L. (Lecharny et Jacques, 1974). Dans cette plante, après 12 heures d'obscurité, il reste du P_{RS} en quantité suffisante (ou un rapport P_{RS}/P assez élevé) pour inhiber l'allongement des tiges. Les résultats obtenus par la méthode 2 simplifiée avec l'Anagallis arvensis sont représentés dans la Fig. 22. Dans ce cas encore un éclairement bref en lumière RS stimule l'allongement des tiges même après 12 heures d'obscurité. Des résultats identiques ont été publiés depuis pour l'allongement des entrenœuds du Fuchsia hybrida (Vince-Prue, 1977).

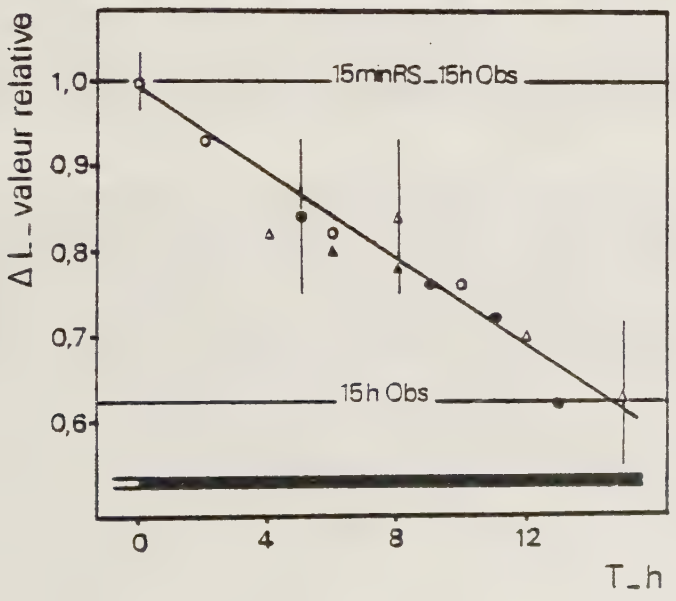


Fig. 22 - Effet d'une période de 15 heures d'obscurité interrompue par un éclairement de 15 min de lumière RS (après des durées variées d'obscurité) sur l'allongement des entrenœuds de l'Anagallis arvensis L. Moyennes ± e.t.m de 10 à 15 plantes par lot. Les plantes étaient cultivées au préalable avec une photopériode de 9 heures.

Utilisant la méthode 3, Vince-Prue et al. (1980) proposent une raison à ces différences. En effet, ils ont établi que, chez le Haricot, le rapport P_{RS}/P devient proche de 0 en 8 heures d'obscurité dans les feuilles mais est stable dans l'entrenœud. Or, le phytochrome des feuilles est récepteur de la lumière pour l'induction florale tandis que dans le Haricot le phytochrome responsable du contrôle de l'allongement est dans l'entrenœud lui-même.

Malgré la cohérence apparente de ces résultats, il demeure un certain nombre d'expériences dont les résultats ne sont pas aisément expliqués.

Dans le Vigna sinensis L., le P_{RS} se maintient à l'obscurité pendant plus de 36 heures (Fig. 23). L'effet de l'éclairement en lumière RS est linéairement fonction de la durée d'obscurité précédente et se mesure tant sur la croissance des tiges que sur la croissance des feuilles. Une explication possible serait que le phytochrome contenu dans la tige serait responsable indirectement de la stimulation de la croissance des feuilles, par un phénomène de croissance compensée ou par transmission interorganique du signal. En fait, c'est l'inverse qui se vérifie, au moins partiellement (tableau 7).

Tableau 7 : Les organes photorécepteurs de la lumière RS dans la stimulation de l'allongement du premier entrenœud du Vigna sinensis par un traitement RS en début d'obscurité. Moyenne ± 1 e.t.m de 25 plantes.

traitement	ΔL (mm)	stimulation (%)
témoin obscurité	5,7 ± 0,3	0
obscurité avec occultation de l'entrenœud	6,1 ± 0,3	NS*
RS - Obscurité	12,2 ± 0,5	100
RS - Obscurité avec occultation de l'entrenœud	9,6 ± 0,4	60 (HS**)

* NS : valeur non significativement différente (au seuil 0,05) de la valeur du témoin

** HS : valeur significativement différente (au seuil 0,01) de la valeur du témoin

D'autres réponses révèlent une stabilité du P_{RS} dans le matériel vert, y compris dans les feuilles. C'est le cas de la synthèse d'anthocyanes dans les feuilles du Fuchsia hybrida (Vince-Prue, 1976), de l'induction florale du Pharbitis nil (Takimoto et Hamner, 1965), de la synthèse du RNA du Lemna gibba (Kato et Nakashima, 1979).

Dans le cas de l'induction florale du Pharbitis nil, la réponse à un éclairement de lumière RS en interruption d'une nuit longue est linéairement fonction de la durée d'obscurité précédant l'éclairement et ce pendant plus de 15 heures. Par contre, la réponse à un éclairement de lumière R montre un rythme de sensibilité avec un maximum vers la 8ème heure d'obscurité. Une hypothèse a été proposée (Takimoto et Hamner, 1965) pour expliquer ces résultats en apparence contradictoires si l'on considère que le phytochrome est le seul photorécepteur. Le phytochrome serait stable à l'obscurité pendant de nombreuses heures, ce qui expliquerait l'effet des éclairements en lumière RS tandis que l'effet des éclairements en lumière R serait dû à un autre pigment absorbant la lumière R.

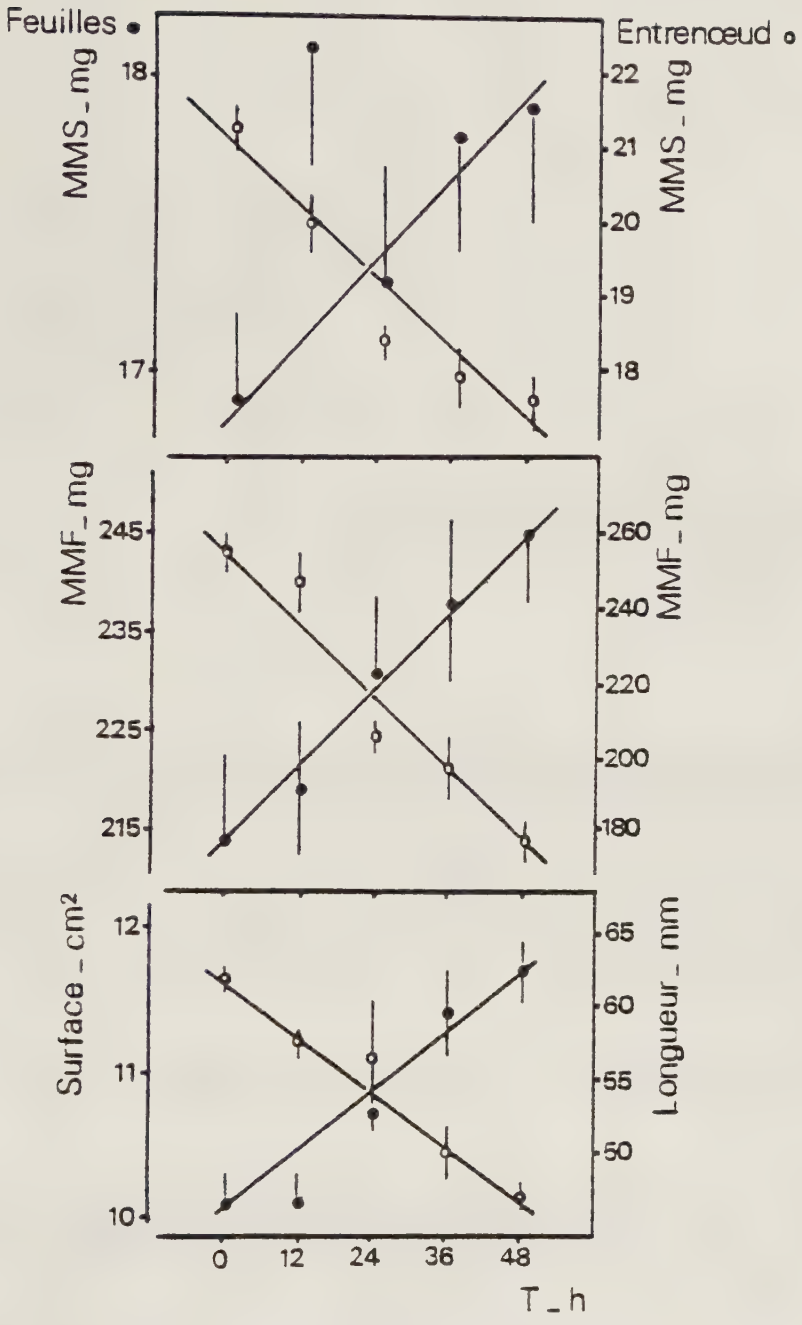


Fig. 23 - Effets d'une période de 48 heures d'obscurité interrompue par un éclairement de lumière RS (après 0, 12, 24, 36 ou 48 heures d'obscurité) sur la croissance du 1er entrenœud (o) et de la 1ère paire de feuilles (•) du Vigna sinensis L. Les plantes ont été cultivées au préalable pendant 4 jours en lumière continue. Lumière RS standard, 20 min à 40 Wm^{-2}. Moyennes ± e.t.m de 20 plantes par lot.

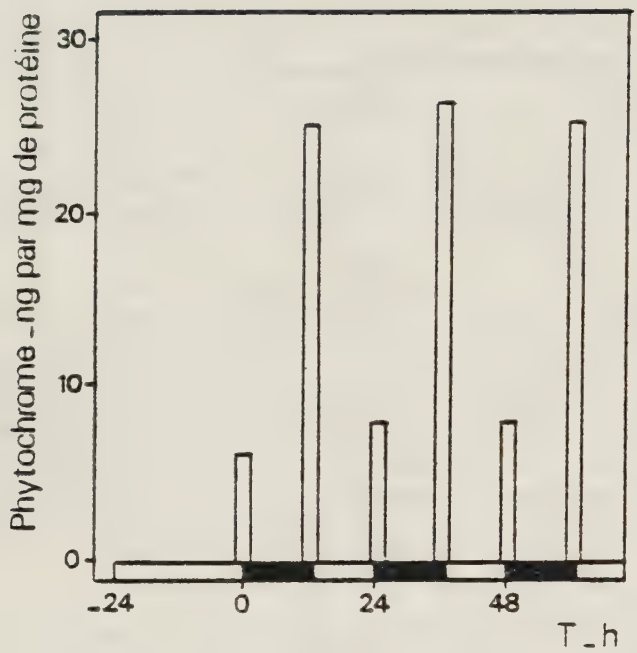


Fig. 24 - Evolution de la quantité de phytochrome dans des plantes d'Avena sativa L. cv Garry âgées de 6 jours et soumises à une alternance de 12 h de lumière et de 12 h d'obscurité. (d'après Hunt et Pratt, 1980).

c - Le mode d'action du phytochrome durant la nyctipériode : une hypothèse fondée sur la stabilité du P_{RS} à l'obscurité

Dans de nombreux cas, chez les plantes vertes, il est donc conclu à la stabilité du P_{RS} à l'obscurité, mais dans d'autres systèmes expérimentaux, il semble qu'il y ait une rapide disparition du P_{RS} à l'obscurité ; l'hypothèse de plusieurs populations de phytochrome a souvent été avancée.

Une autre explication permettant de décrire un certain nombre de résultats apparemment contradictoires peut cependant être proposée. Les bases en sont :

. l'existence d'une seule population de phytochrome
. la stabilité du P_{RS} à l'obscurité pendant de nombreuses heures
. la régulation par la lumière de la teneur en phytochrome : à la lumière, la quantité de phytochrome est faible. Elle augmente à l'obscurité, triplant en 12 heures (Hunt et Pratt, 1980) (Fig. 24) ; elle est multipliée par 6 en 24 heures et par 50 en 48 heures. A différents moments d'une nuit de 15 heures un éclairement donné ne formera donc pas la même quantité de P_{RS}. Cette quantité sera d'autant plus grande que la période d'obscurité précédente sera longue. Après un passage de l'obscurité à la lumière blanche trophique, la quantité de P_{RS} diminue très rapidement.
. la quantité de phytochrome présente après 12 h d'obscurité est plus élevée (d'environ 30 %) si la quantité de P_{RS} a été abaissée par un éclairement de lumière RS au début de l'obscurité (Hunt et Pratt, 1980).

Les résultats obtenus sur l'allongement des tiges et la floraison de l'Anagallis arvensis peuvent ainsi s'expliquer par un seul mode d'action du

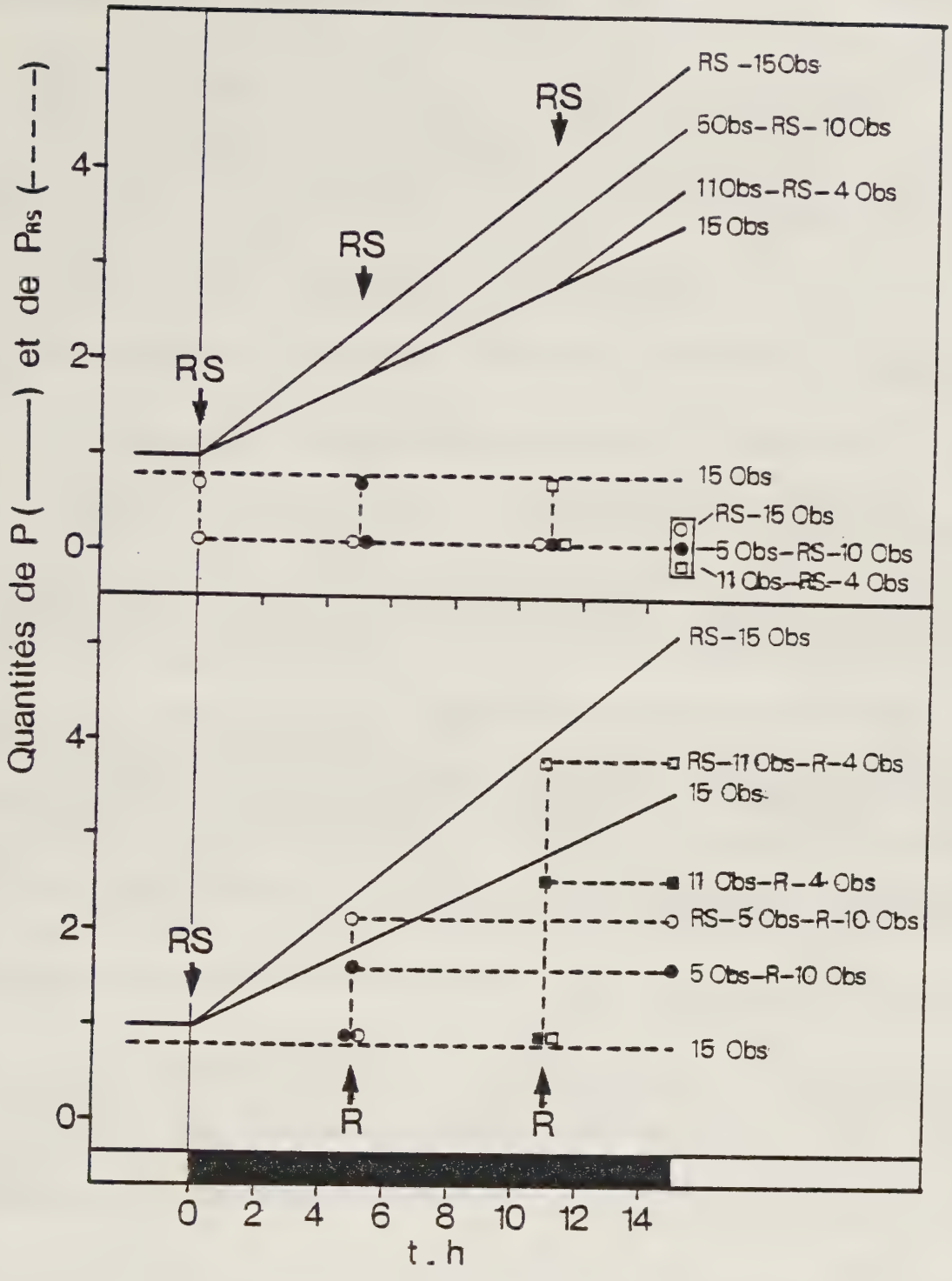


Fig. 25 - Evolution supposée des quantités de phytochrome total (P) et de P_{RS} au cours d'une période d'obscurité de 15 heures succédant à une période de 9 heures d'éclairement trophique.

phytochrome. L'évolution dans le temps des quantités de P_{Total} et de P_{RS} dans le cadre de notre hypothèse est illustrée dans la Fig. 25.

L'allongement des tiges dépend de la quantité de P_{RS} présente à l'obscurité ; la réponse est maximale pour des valeurs relativement basses de P_{RS}. Au début des 15 heures d'obscurité journalières, il y a dans les plantes une quantité suffisante de P_{RS} pour provoquer l'inhibition maximale de l'allongement. Le P_{RS} étant stable, cette inhibition se maintient durant toute la période d'obscurité. Quel que soit le moment de l'obscurité, un éclairement bref de lumière RS abaisse la quantité de P_{RS} ; l'inhibition étant levée, une stimulation de l'allongement est observée. La longueur de l'entrenœud après les 15 heures d'obscurité dépend donc linéairement de la durée pendant laquelle le P_{RS} est maintenu à l'obscurité.

Un éclairement en lumière R, bref ou long, n'a pas d'effet.

La floraison des plantes de JL : c'est également une réponse qui est fonction de la quantité de P_{RS} mais la réponse est maximale pour des quantités de P_{RS} plus élevées que pour la réponse d'allongement. Au début de la période d'obscurité, puis ensuite à l'obscurité, la quantité de P_{RS} est relativement faible puisque la quantité de phytochrome est elle-même faible. En JC, la floraison n'est pas induite.

Donné en interruption de nuit longue, un éclairement de lumière R élèvera la quantité de P_{RS} d'autant plus que la durée d'obscurité préalable sera longue : la stimulation de la floraison augmente donc de la période B à la période D (tableau 2, page 88). Un éclairement en lumière R durant la période E est inefficace car la durée avant le retour à la lumière blanche est trop courte pour permettre l'expression de la réponse (ou du fait de l'existence d'un rythme endogène empêchant l'expression de se réaliser).

L'inhibition de la floraison des plantes de JC par des interruptions de nuit s'expliquerait également ainsi.

Un éclairement continu de lumière R est inefficace (Fig. 3a, page 88) tandis que quelques heures en milieu de nuit induisent fortement la floraison (tableau 2, page 88). Un éclairement continu en lumière R diminuerait la quantité de P_{RS} dans la plante et la maintiendrait en-dessous de la valeur minimale d'action par l'équilibre créé entre la synthèse du phytochrome et la destruction du P_{RS} (cf. Introduction, page 2).

Un éclairement continu en lumière RS est très efficace (Fig. 3a, page 88) tandis que quelques heures en milieu de nuit (durant la période de plus grande sensibilité à la lumière R, la période D) ne le sont que faiblement (tableau 2, page 88). En lumière RS, la destruction du P_{RS} est lente et la synthèse du phytochrome est stimulée par rapport à l'obscurité : la quantité totale de phytochrome et donc de P_{RS} augmente donc au cours de l'éclairement RS continu. Le maximum de sensibilité vers 710 nm serait dû à un compromis entre la synthèse du phytochrome et la destruction du P_{RS}, compromis donnant la plus grande quantité de P_{RS} dans la plante.

D'autres résultats obtenus par différents auteurs sur l'effet d'éclairements durant la nyctipériode sur la floraison de plantes de JL peuvent s'expliquer

dans le cadre de cette hypothèse. Par exemple :

. des éclairements de lumière RS pendant la première partie d'une nuit longue (augmentant la quantité de phytochrome synthétisé ensuite) augmentent l'effet ultérieur d'éclairements en lumière R (qui forment le P_{RS}) (Lane et al., 1965 ; Vince, 1965, 1966 ; Holland et Vince, 1971 ; Evans, 1976).

. la dépendance spectrale de la floraison à des éclairements de 15 heures, en complément d'un jour court de 9 heures, peut être modifiée selon la valeur de l'éclairement trophique (Jacques et Jacques, 1978). Notre hypothèse est basée sur la synthèse du phytochrome, un phénomène anabolique qui pourrait aisément être modulé par la disponibilité en substrats énergétiques.

L'interprétation proposée par Vince-Prue (1976) pour le contrôle par la lumière de la floraison des plantes de JL s'appuie sur l'existence d'une période durant laquelle le P_{RS} serait inhibiteur et d'une période durant laquelle le P_{RS} serait stimulateur. Dans notre hypothèse, le P_{RS} est stimulateur, quelle que soit la période de la nuit longue, et la réponse observée ne dépend que de la teneur en P_{RS} dans la plante.

Les quantités de phytochrome dans les plantes vertes ne sont connues que dans peu de conditions. Notre hypothèse ne peut donc prétendre expliquer la variété et la totalité des résultats obtenus sur la floraison des plantes de JL. Cependant, son intérêt réside dans le fait que :

. elle ne repose que sur les faits établis quant au comportement du phytochrome à l'obscurité et à la lumière.

. les effets des éclairements en lumière R et RS s'expliquent par l'action du phytochrome. L'existence d'autres pigments n'est pas nécessaire.

. la forme active est le P_{RS} et les réponses ne dépendent pas du rapport P_{RS}/P

. des réponses très différentes, telles que floraison, croissance, synthèses, sont expliquées par le même mode d'action du phytochrome.

CONCLUSIONS GENERALES

1 - Allongement des tiges

L'emploi d'éclairements sélectifs et l'utilisation d'une méthode auxanométrique très sensible ont permis d'apporter des renseignements nouveaux quant à la photomodulation de l'allongement des tiges dans les plantes cultivées à la lumière.

a - les vitesses d'allongement

Les différentes vitesses d'allongement observées peuvent être portées sur une même échelle (Fig. 26).

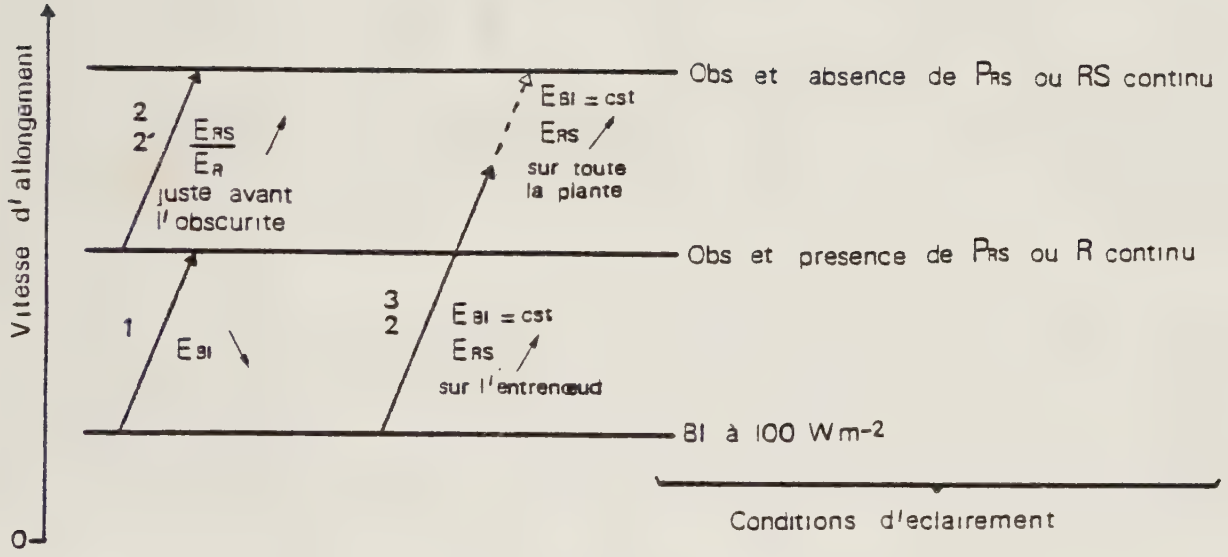


Fig. 26 - Allongement des entrenœuds dans les plantes vertes : vitesses caractéristiques dans quelques conditions d'éclairement et traitements permettant de passer de l'une à l'autre. E = valeur de l'éclairement. Les numéros renvoient à la Fig. 27.

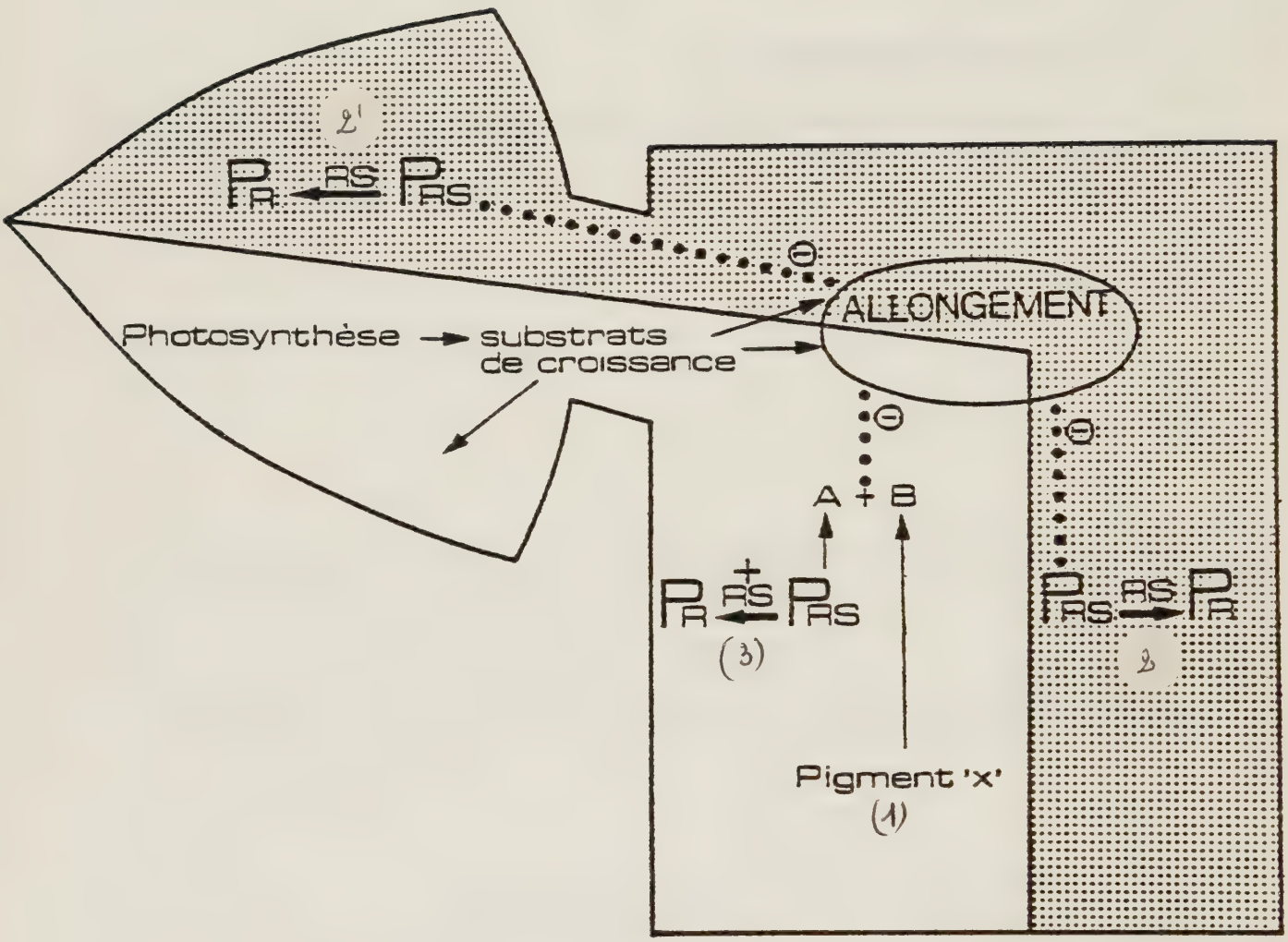


Fig. 27 - Allongement des entrenœuds dans les plantes vertes : les photo-récepteurs impliqués dans les réactions à la lumière ☐ et à l'obscurité ⬚ et leur localisation dans la plante. Les effets relatifs des diverses réactions pigmentaires sur la vitesse d'allongement sont décrites dans la Fig. 26.

b - Les temps de réponse

Après un changement de l'environnement lumineux de la plante, la vitesse d'allongement des entrenœuds est modifiée après des périodes de latence extrêmement brèves (~ 15 minutes).

c - Les photorécepteurs (Fig. 27)

L'inhibition induite par la lumière via le phytochrome et se déroulant à l'obscurité a été confirmée. Contrairement au P_{RS} des jeunes plantes étiolées dont la disparition à l'obscurité est rapide, le P_{RS} responsable du contrôle de l'allongement des tiges des plantes vertes est stable à l'obscurité. Les éclairements sélectifs d'organes mettent en évidence le rôle du phytochrome des feuilles dans l'inhibition induite de l'allongement des tiges. L'action du phytochrome durant la période d'éclairement journalier est clairement démontrée. Les résultats montrent qu'au moins deux photorécepteurs différents interagissent durant cette période de lumière. Le phytochrome est le photorécepteur impliqué dans les réponses aux changements de qualité de l'éclairement tandis que l'autre pigment (pigment x absorbant principalement dans la région bleue violette du spectre de la lumière visible) induit les réponses aux changements d'intensité de l'éclairement. L'action du phytochrome n'est pas bloquée sous un fort éclairement blanc ; par contre, l'effet inhibiteur d'une forte valeur d'éclairement blanc est empêché si par addition de lumière RS la valeur du rapport des éclairements RS/Bl est forte.

L'importance relative de l'action de ces deux pigments dans les conditions naturelles n'est pas connue. Dans les conditions d'ombrage par un couvert végétal, le rapport des éclairements énergétiques Bl/RS et la valeur de l'éclairement énergétique diminuent simultanément avec l'augmentation de la densité du couvert (Frankland et Poo, 1980).

Les relations entre l'habitat naturel des espèces et l'intensité de la réponse à un changement de qualité et de quantité de lumière ne permettent pas de privilégier l'une ou l'autre de ces voies de modulation. En effet, les plantes "d'ombre" réagissent peu au changement de qualité de l'éclairement et peu au changement de la valeur de l'éclairement ; de même, les plantes "de soleil" réagissent fortement à ces deux modifications de leur environnement lumineux (Grime, 1966) (Morgan et Smith, 1979).

Les résultats présentés révèlent les potentialités, les capacités des plantes vertes. Des études écologiques de terrain devront être entreprises pour déterminer l'importance du rôle du phytochrome sur la croissance des tiges des plantes dans les conditions naturelles. Par contre, il est évident que pour les plantes cultivées à température constante en serres ou en chambres de culture à éclairement artificiel le rapport des éclairements énergétiques Bl/RS joue un rôle très important via le phytochrome. Pour obtenir des plantes dont la croissance soit équilibrée entre les feuilles et les tiges, il est nécessaire d'adapter la qualité de l'éclairement à la valeur de l'éclairement. L'éclairement devra être d'autant plus pauvre en lumière RS ($\lambda > 700$ nm) que l'éclairement blanc ($\lambda < 700$ nm) sera faible.

2 - Synthèse de l'oléate

La quantité des 5 acides gras présents en quantité importante dans le 1er entrenœud de plantes de Vigna sinensis âgées de 4-5 jours est contrôlée par le phytochrome : elle est plus forte après une période de 24 heures d'obscurité sans P_{RS} dans la plante qu'après 24 heures d'obscurité en présence de P_{RS}. Par contre, le contrôle de la quantité des divers acides gras n'est pas le même à la lumière. Par rapport à l'obscurité (en présence de P_{RS}), la quantité de palmitate, de stéarate, de linoléate et de linolénate est plus forte après 24 heures de lumière blanche de faible éclairement énergétique (20 Wm^{-2}). Cependant, la quantité de ces acides gras diminue si l'éclairement énergétique est augmenté jusqu'à 100 Wm^{-2}. La photomodulation de la teneur dans l'entrenœud de ces acides gras n'est donc pas la même que la photomodulation de la croissance des entrenœuds.

La quantité d'oléate présente après 24 heures de divers traitements de lumière et d'obscurité est par contre strictement corrélée à la croissance de l'entrenœud. Cette corrélation s'étend sur les conditions couvrant l'ensemble des vitesses d'allongements instaurables par la lumière (Fig. 26) bien qu'au moins deux photoréactions différentes soient en cause (Fig. 27). L'oléate est donc un marqueur de la photomodulation de la croissance des entrenœuds. La rapidité du changement de la teneur en oléate de l'entrenœud après un passage de l'obscurité à la lumière (4 heures et peut-être moins puisque c'était la durée minimale utilisée) ouvre la possibilité qu'un changement de propriété d'un compartiment membranaire contenant l'oléate photomodulée soit une étape préalable à l'accélération de la vitesse d'allongement de l'entrenœud.

3 - Perspectives

A l'issu de ce travail, nous sommes en possession :

. d'une réponse photomodulée du développement d'une plante entière : l'allongement d'une tige. Cette réponse est extrêmement rapide et cinétiquement bien définie. Les sensibilités spectrales et la dépendance vis-à-vis de l'éclairement en sont connues. Enfin, le rôle du phytochrome est établi.
. et d'une réponse biochimique qui lui est corrélée : la teneur en oléate de l'entrenœud.

L'étude des relations qui existent entre ces deux réponses doit permettre d'établir le rôle de la lumière sur la biosynthèse des membranes et sur leur changement de composition dans les cellules au cours de la croissance des tiges dans les plantes soumises à l'alternance de lumière et d'obscurité.

BIBLIOGRAPHIE

Andersen, A. S. (1976) Regulation of apical dominance by ethephon, irradiance and CO_2. Physiol. Plant. 37, 303-308.

Antoniw, L. D. et Sprent, J. I. (1978) Growth and nitrogen fixation of Phaseolus vulgaris L. at two irradiances. 1. Growth. Ann. Bot. 42, 389-397.

Baillaud, L. (1967) Variations d'une périodicité endogène normalement circadienne affectant le dégagement des entre-nœuds de la Bryone, Bryonia dioica, en fonction de facteurs agissant sur la vitesse de croissance. Z. Pflanzenphysiol. 57, 203-205.

Beardsell, M. F. (1977) Effects of routine handling on maize growth. Aust. J. Plant Physiol. 4, 857-861.

Beggs, C. J., Holmes, M. G., Jabben, M. et Schäfer, E. (1980) Action spectra for the inhibition of hypocotyl growth by continuous irradiation in light and dark-grown Sinapis alba L. seedlings. Plant Physiol. 66, 615-618.

Beggs, C. J., Geile, W., Holmes, M. G., Jabben, M., Jose, A. M. et Schäfer, E. (1981) High irradiance response promotion of a subsequent light induction response in Sinapis alba L. Planta 151, 135-140.

Berger, A., Fouletier, B. et Lück, H. B. (1966) Une technique pour recherches histogénétiques et biométriques. Nat. Mouspel. Ser. Bot. 17, 15-19.

Bertsch, W. et Mohr, H. (1965a)Die unabhängigkeit der lichtinduzierten anthocyansynthese von der photosynthese. Planta 65, 17-26

Bertsch, W. et Mohr, H. (1965 b) Ein beitrag sur interpretation der dunkelrotbande der hochenergiercaktion bei der photomorphogenese (lichtabhängige anthocyanosynthese bei senfkeimlingen, (Sinapis alba L.). Planta 65, 245-258.

Blaauw, O. H., Blaauw-Jansen, G. et van Leuwen, W. J. (1968) An irreversible red-light-induced growth response in Avena. Planta 82, 87-104.

Black, M. et Shuttleworth, J. E. (1974) The role of the cotyledons in the photocontrol of hypocotyl extension in Cucumis sativus L. Planta 117, 57-66.

Blondon, F. et Jacques, R. (1970) Action de la lumière sur l'initiation florale du Lolium temulentum L. : spectre d'action et rôle du phytochrome. C. R. Acad. Sc. (Paris) 270, 947-950.

Borthwick, H. A. (1959) Photoperiodic control of flowering. In : Photoperiodism and related phenomena in plants and animals. Withrow R. B. ed., pp. 275-287. American Association for the Advancement of Science, Washington.

Borthwick, H. A. et Hendricks, S. B. (1961) Effects of radiation on growth and development. In : Handbuch der Pflanzen Physiology, Ruhland W. ed., vol. XVI, pp. 299-300. Berlin-Heidelberg-Springer.

Boyer, N. (1967) Modifications de la croissance de la tige de Bryone (Bryonia dioica) à la suite d'initiations tactiles. C. R. Acad. Sc. (Paris) 264, 2114-2117.

Brulfert, J., Guerrier, D. et Queiroz, O. (1975) Photoperiodism and enzyme rhythms : kinetic characteristics of the photoperiodic induction of Crassulacean Acid Metabolism. Planta 125, 33-44.

Bünning, E. (1964) The physiological clock. New York, Springer Verlag.

Butler, W. L., Lane, H. C. et Siegelman, H. W. (1963) Nonphotochemical transformation of phytochrome in vivo. Plant Physiol. 38, 514-519.

Cathey, H. M. (1974) Participation of phytochrome in regulating internode elongation of Chrysanthemum morifolium (Ramat.) Hemsl. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 99, 17-23.

Christ, R. A. (1978) The elongation rate of wheat leaves. J. Exp. Bot. 29, 603-610.

Cumming, B. G., Hendricks, S. B. et Borthwick, H. A. (1965) Rhythmic flowering responses and phytochrome changes in a selection of Chenopodium rubrum. Can. J. Bot. 43, 825-853.

Dagnelie, P. (1969) Théorie et méthodes statistiques. Gembloux : Duculot.

Dale, J. E. et Murray, D. (1968) Photomorphogenesis, photosynthesis, and early growth of primary leaves of Phaseolus vulgaris. Ann. Bot. 32, 767-780.

Downs, R. J. (1955) Photoreversibility of leaf and hypocotyl elongation of dark grown red kidney bean seedlings. Plant Physiol. 30, 468-473.

Downs, R. J. et Borthwick, H. A. (1956) Effects of photoperiod on growth of trees. Bot. Gaz. 117, 310-326.

Downs, R. J., Hendricks, S. B. et Borthwick, H. A. (1957) Photoreversible control of elongation of Pinto beans and other plants under normal conditions of growth. Bot. Gaz. 118, 199-208.

Downs, R. J., Siegelman, H. W., Butler, W. L. et Hendricks, S. B. (1965) Photoreceptive pigments for anthocyanin synthesis in apple skin. Nature 205, 909-910.

Drumm, H., Wildermann, A. et Mohr, H. (1975) The'high irradiance response' in anthocyanin formation as related to the phytochrome level. Photochem. Photobiol. 21, 269-273.

Duke, S.O., Fox, S.B. et Naylor, A.W. (1976) Photosynthetic independence of light-induced anthocyanin formation in Zea seedlings. Plant Physiol. 57, 192-196.

Elliott, W.M. (1979) Control of leaf and stem growth in light-grown pea seedlings by two high irradiance responses. Plant Physiol. 63, 833-836.

Elliott, W.M. et Miller, J.H. (1969) Changes in photosensitive stem growth in intact peas following irradiation. Plant Physiol. 44, 623-630.

Elliott, W.M. et Miller, J.H. (1974) Light controlled stem elongation in pea seedlings grown under varied light conditions. Plant Physiol. 53, 279-283.

Engelsma, G. (1967 a) Photoinduction of phenylalanine deaminase in gherkin seedlings. I. Effect of blue light. Planta 75, 207-219.

Engelsma, G. (1967 b) Photoinduction of phenylalanine deaminase in gherkin seedlings. II. Effect of red and far-red light. Planta 77, 49-57.

Evans, L.T. (1976) Inflorescence initiation in Lolium temulentum L. XIX. The role of phytochrome in long day induction. Australian J. of Plant Physiol., 3, 207-217.

Evans, L.T., Hendricks, S.B. et Borthwick, H.A. (1965) The role of light in suppressing hypocotyl elongation in lettuce and Petunia. Planta 64, 201-218.

Evans, L.T., Borthwick, H.A. et Hendricks, S.B. (1965) Inflorescence initiation in Lolium temulentum L. VII. The spectral dependence of induction. Australian J. of Biol. Sc. 18, 745-762.

Evans, L.T. et King, R.W. (1969) Role of phytochrome in photoperiodic induction of Pharbitis nil. Z. Pflanzenphysiol. 50, 277-288.

Felippe, G.M. et Litjens, M.H.M. (1979) Effect of growth regulators on overcoming the light inhibition on germination of Cucumis anguria L. Biol. Plant. 21, 407-411.

Field, R.J. et Jackson, D.I. (1975) Light effects on apical dominance. Ann. Bot. 39, 369-374.

Frankland, B. et Letendre, R.J. (1978) Phytochrome and effects of shading on growth of woodland plants. Photochem. Photobiol. 27, 223-230.

Frankland, B. et Poo, W.K. (1980) Phytochrome control of seed germination in relation to natural shading. Dans "Photoreceptors and plant development", De Greef, J.A. Ed. 357-366.

Fredericq, H. et De Greef, J.A. (1966) Influence reversible par la lumière rouge clair, de courts éclairements rouge-foncé à la fin de la photopériode, sur la croissance et la teneur en chlorophylle de Marchantia polymorpha L. Photochem. Photobiol. 5, 431-444.

Fredericq, H. et De Greef, J.A. (1972) Control of vegetative growth by red, far red reversible photoreactions in higher and lower plant systems. In : Phytochrome, Mitrakos, K., Shropshire, W. ed. London and New York.

Gaba, V. et Black, M. (1979) Two separate photoreceptors control hypocotyl growth in green seedlings. Nature (London) 278, 51-54.

Garrison, R. et Briggs, W.R. (1972) Internodal growth in localized darkness. Bot. Gaz. 133, 270-276.

Garrison, R. et Briggs, W.R. (1975) The growth of internodes in Helianthus in response to far-red light. Bot. Gaz. 136, 353-357.

Gotô, N. et Suzuki, M. (1980) Far red light control of elongation in light-grown bean hypocotyl : effect on different age zones and interaction with indole-3-acetic acid. Plant and Cell Physiol. 21, 105-133.

Gregory, F.G. et Veale, J.A. (1957) A reassessment of the problem of apical dominance. Symp. Soc. Exp. Biol. 11, 1-20.

Grill, R. (1972) The influence of chlorophyll on in vivo difference spectra of phytochrome. Planta 108, 185-202.

Grill, R. (1977) Influence of chlorophyll content on phytochrome measurements in turnip cotyledons. Planta 134, 11-16.

Grill, R. et Vince, D. (1965) Photocontrol of anthocyanin formation in turnip seedlings. II. The possible role of phytochrome in the response to prolonged irradiation with far-red or blue light. Planta 67, 122-135.

Grime, J.P. (1966) Shade avoidance and shade tolerance in flowering plants. In : Light as an ecological factor, British Ecological Soc. Symp., pp. 187-207, Bainbridge, R., Evans, G.C., Rackham, O., eds. Blackwell, Oxford.

Grime, J.P. et Jeffrey, D.W. (1965) Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. J. Ecol. 53, 621-642.

Häker, M., Hartmann, K. M. et Mohr, H. (1964) Zellteilung und zellwachstum im hypokotyl von Lectuca sativa L. unter dem einfluss des lichtes. Planta 63, 253-268.

Hartmann, K. M. (1966) A general hypothesis to interpret 'high energy phenomena' of photomorphogenesis on the basis of phytochrome. Photochem. Photobiol. 5, 349-366.

Holland, R.W.K. et Vince, D. (1971) Floral initiation in Lolium temulentum: the role of phytochrome in the responses to red and far-red light. Planta 98, 232-243.

Holmes, M.G. et Smith, H. (1975) The function of phytochrome in plants growing in the natural environment. Nature (London) 254, 512-514.

Holmes, M.G. et Smith, H. (1977) The function of phytochrome in the natural environment. IV. Light quality and plant development. Photochem. Photobiol. 25, 551-557.

Hopkins, W.G. et Hillman, W.S. (1965) Phytochrome changes in tissues of dark-grown seedlings representing various photoperiodic classes. Am. J. Bot. 52, 427-432.

Hunt, R.E. et Pratt, L.H. (1980) Radioimmunoassay of phytochrome content in green light-grown oats. Plant, Cell and Environment 3, 91-95.

Imhoff, C., Brulfert, J. et Jacques, R. (1971) Mise à fleurs en éclairement monochromatique de l'Anagallis arvensis L., plante de jour long absolue : spectre d'action et rôle du phytochrome. C.R. Acad. Sc. (Paris) 273, 737-740.

Imhoff, C., Lecharny, A., Jacques, R. et Brulfert, J. (1979) Two phytochrome-dependent processes in Anagallis arvensis L. : flowering and stem elongation. Plant, Cell and Environment 2, 67-72.

Ishiguri, Y. et Oda, Y. (1972) The relationship between red and far-red light on flowering of the long day plant Lemna gibba. Plant and Cell Physiol. 13, 131-138.

Ishiguri, Y. et Oda, Y. (1974) Flowering of the long day plant Lemna gibba under short day schedules composed of red and far red light. Plant and Cell Physiol. 15, 287-293.

Jabben, M. et Deitzer, G.F. (1978 a) A method for measuring phytochrome in plants grown in white light. Photochem. Photobiol. 27, 799-802.

Jabben, M. et Deitzer, G.F. (1978 b) Spectrophotometric phytochrome measurements in light-grown Avena sativa L. Planta 143, 309-313.

Jacques, M. (1971) Modalité d'action des différents procédés de l'induction florale chez deux Chenopodiacées de jour long : le Blitum capitatum L. et le Blitum virgatum L. Physiol. Vég. 9, 461-474.

Jacques, M. et Jacques, R. (1969) Spectre d'action de l'induction florale de deux Chenopodiacées de jour long. C. R. Acad. Sc. (Paris) 269, 2107-2109.

Jacques, M. et Jacques, R. (1978) Floraison de deux plantes de jours longs : diversité de réponses aux éclairements complémentaires rouge clair et rouge sombre, en fonction de la valeur de l'éclairement trophique. C. R. Acad. Sc. (Paris) 287, 1333-1336.

Jacques, R. (1968 a) Action de la lumière par l'intermédiaire du phytochrome sur la germination, la croissance et le développement de Chenopodium polyspermum L. Physiol. Vég., 6, 137-164.

Jacques, R. (1968 b) Etude par spectrophotométrie in vivo de quelques propriétés nouvelles du phytochrome. Physiol. Vég. 6, 93-116.

Jacques, R. (1969) Action de la lumière rouge sur la croissance : spectre d'action et rôle du phytochrome. C. R. Acad. Sc. (Paris) 269, 1260-1263.

Jacques, R. (1973) Interaction entre la photosynthèse et l'action du phytochrome : conséquences pour la morphogenèse des plantes. Communication au Congrès international, "Le soleil au service de l'homme" ; Le soleil et la vie, Biologie végétale, UNESCO, Paris.

Jacques, R., Chabbal, R., Chouard, P. et Jacquinot P. (1964) Mise au point d'un illuminateur spectral à usage biologique. C. R. Acad. Sc. (Paris) 259, 1581-1584.

Jacques, R. et Lecharny, A. (1976) Photomorphogenèse du Chenopodium polyspermum L. in : Etudes de Biologie végétale. Hommage au Professeur P. Chouard, R. Jacques Ed., Paris, pp. 419-427.

Jaffe, M. J. (1973) Thigmomorphogenesis : the response of plant growth and development to mechanical stimulation. With special reference to Bryonia dioica. Planta 114, 143-157.

Jaffe, M. J. (1976) Thigmomorphogenesis : a detailed characterisation of the response of beans (Phaseolus vulgaris L.) to mechanical stimulation. Z. Pflanzenphysiol. 77, 437-453.

Jose, A. M. (1977) Photoreception and photoresponses in the radish hypocotyl. Planta 136, 125-129.

Jose, A. M. et Vince-Prue, D. (1977) Light-induced changes in the photoresponses of plant stems ; the loss of a high irradiance response to far-red light. Planta 135, 95-100.

Jose, A. M. et Vince-Prue, D. (1977) Action spectra for the inhibition of growth in radish hypocotyls. Planta 136, 131-134.

Jose, A. M. et Schäfer, E. (1978) Distorded phytochrome action spectra in green plants. Planta 138, 25-28.

Jose, A. M. et Vince-Prue, D. (1978) Phytochrome action : a reappraisal. Photochem. Photobiol. 27, 209-216.

Jose, A. M. et Schäfer E. (1979) Red/Far-red modulation in vitro of enzyme activity in a membrane fraction from Phaseolus aureus. Planta 146, 75-81.

Jose, A. M., Vince-Prue, D. et Hilton, J. (1977) Chlorophyll interference with phytochrome measurements. Planta 135, 199-223.

Kasperbauer, M. J. (1971) Spectral distribution of light in a tobacco canopy and effects of end of day light quality on growth and development. Plant Physiol. 47, 775

Kato, A. et Nakashima, H. (1979) The effects on RNA synthesis in a long-day duckweed, Lemna gibba C_3, of irradiation with different ratios of red and far-red light during the prolonged dark period. Z. Pflanzenphysiol. 91, 109-117.

Kendrick, R. E. et Frankland, B. (1969) The in vivo properties of Amaranthus phytochrome. Planta 86, 21-32.

Kigel, J. et Schwartz, A. (1981) Cooperative effects of blue and red light in the inhibition of hypocotyl elongation of de-etiolated eastor bean. Plant Science Letters 21, 83-88.

King, R. W., Vince-Prue, D. et Quail, P. H. (1978) Light requirement, phytochrome and photoperiodic induction of flowering of Pharbitis nil Chois. III. A comparison of spectrophotometric and physiological assay of phytochrome transformation during induction. Planta 141, 15-22.

Klein, A. O. (1969) Persistent photoreversibility of leaf development. Plant Physiol. 44, 897-902.

Lane, H. C., Cathey, H. M. et Evans, L. T. (1965) The dependence of flowering in several long day plants on the spectral composition of light extending the photoperiod. Amer. J. Bot. 52, 1006-1014.

Lecharny, A. (1979) Phytochrome and internode elongation in Chenopodium polyspermum L. Sites of photoreception. Planta 145, 405-409.

Lecharny, A. et Jacques, R. (1974) Phytochrome et croissance des tiges ; variations de l'effet de la lumière en fonction du temps et du lieu de photoperception. Physiol. Vég. 12, 721-738.

Lecharny, A. et Jacques, R. (1979) Phytochrome and internode elongation in Chenopodium polyspermum L. The light fluence rate during the day and the end-of-day effect. Planta 146, 575-577.

Lecharny, A. et Jacques, R. (1980a)Light inhibition of internode elongation in green plants. A kinetic study with Vigna sinensis L. Planta 149, 384-388.

Lecharny, A. et Jacques, R. (1980b)Phytochrome and internode elongation in Chenopodium polyspermum L. The light fluence rate during the day and the end-of-day effect. Dans "Photoreceptors and plant development", De Greef, J.A. Ed., 571-575.

Lecharny, A. et Jacques, R. (soumis pour publication à Plant, Cell and Environment) Photoinhibition of internode elongation rate in light grown Vigna sinensis L. Control by light quality.

Lecharny, A., Trémolières, A. et Jacques, R. (soumis pour publication à Planta) Photomodulation of growth and specific changes in fatty acid synthesis in internodes of green Vigna sinensis L.

Le Noir, W.C. (1967) The effect of light on the cellular components of polarized growth in bean internodes. Amer. J. Bot. 54, 876-887.

Liverman, J.L., Johnson, M.P. et Starr, L. (1955) Reversible photoreaction controlling expansion of etiolated bean leaf discs. Science 121, 440-441.

Lockhart, J.A. (1961) Photoinhibition of stem elongation by full solar radiation. Amer. J. Bot. 48, 387-392.

Mancinelli, A.L., Ku, P.K. et Susinno, R. (1974) Photocontrol of anthocyanin synthesis : phytochrome, chlorophyll and anthocyanin synthesis. Photochem. Photobiol. 20, 71-79.

Marmé, D. (1977) Phytochrome : membranes as possible sites of primary action. Ann. Rev. Plant Physiol. 28, 173-198.

McIntyre, G.I. (1971) Apical dominance in the rhizome of Agropyron repens. Some factors affecting the degree of dominance in isolated rhizomes. Can. J. Bot. 49, 99-109.

McIntyre, G.I. (1973) Environmental control of apical dominance in Phaseolus vulgaris. Can. J. Bot. 51, 293-299.

McIntyre, G.I. (1977) Environmental control of lateral bud growth in the sunflower (Helianthus annuus). Can. J. Bot. 55, 2673-2678.

McLaren, J.S. et Smith, H. (1978) Phytochrome control of the growth and development of Rumex obtusifolius under simulated canopy light environments. Plant and Cell Environ. 1, 61-67.

Meijer, G. et Engelsma, G. (1965) The synergistic influence of a preirradiation on the photoinhibition of gherkin seedlings. Photochem. Photobiol. 4, 251-258.

Meijer, G. (1968) Rapid growth inhibition of gherkin hypocotyls in blue light. Acta Bot. Neerl. 17, 9-14.

Mertz, D. et Lutz, J. (1973) The growth promoting effect of red light on internode elongation of progress seedlings. Plant Cell Physiol. 14, 275-284.

Mitchell, C.A., Severson, C.J., Watt, J.A. et Hammer, P.A. (1975) Seismomorphogenic regulation of plant growth. J. Am. Soc. Hortic. Sci. 100, 161-165.

Morgan, D.C. et Smith, H. (1976) Linear relationship between phytochrome photoequilibrium and growth in plants under simulated natural radiation. Nature 262, 210-212.

Morgan, D.C. et Smith, H. (1978) Simulated sunflecks have large, rapid effects on plant stem extension. Nature (London) 273, 534-536.

Morgan, D.C. et Smith, H. (1978) The relationship between phytochrome photoequilibrium and development in light grown Chenopodium album. Planta 142, 187-194.

Morgan, D.C. et Smith, H. (1979) A systematic relationship between phytochrome controlled development and species habitat, for plants grown in simulated natural radiation. Planta 145, 253-258.

Morgan, D.C., O'Brien, T. et Smith, H. (1980) Rapid photomodulation of stem extention in light-grown Sinapis alba L. Studies on kinetics, site of perception and photoreceptor. Planta 150, 95-101.

Mohr, H. (1957) Der einfluss monochromatissher strahlung auf das länger wachstum des hypocotyls und auf die anthocyanbildung bei keimlingen von Sinapis alba L. (= Brassica alba Beiss). Planta 49, 389-405.

Neel, P.L. et Harris, R.W. (1971) Motion-induced inhibition of elongation and induction of dormancy in Liquidambar. Science 173, 58-59.

Nitsch, J.P. (1957) Growth responses of woody plants to photoperiodic stimuli. Proc. An. Soc. Hort. Sci 70, 512-525.

Oelze-Karow, H., Schopfer, P. et Mohr, H. (1970) Phytochrome-mediated repression of enzyme synthesis (lipoxygenase). A threshold phenomenon. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 65, 51-57.

Ogawa, T., Ishigawa, H., Shimada, K. et Shibata, K. (1978) Synergistic action of red and blue light and action spectra for malate formation in guard cells of Vicia faba L. Planta 142, 61-65.

Parker, M.W., Hendricks, S.B., Borthwick, H.A. et Went, F.W. (1949) Spectral sensitivities forleaf and stem growth of etiolated pea seedlings and their similarity to action spectra for photoperiodism. Am. J. Bot. 36, 194-204.

Pjon, C.J. et Furuya, M. (1971) Phytochrome action in Onyza sativa L. I. Growth responses of etiolated coleoptile to red, far-red and blue light. Plant Cell Physiol. 8, 709-718.

Proctor, J. T. A. (1973) Developmental changes in radish caused by brief end-of-day exposures to far-red radiation. Can. J. Bot. 51, 1075-1077.

Rabino, I., Mancinelli, A. L. et Kuzmanoff, K. M. (1977) Photocontrol of anthocyanin synthesis. VI. Spectral sensitivity, irradiance dependence and reciprocity relationships. Plant Physiol. 59, 569-573.

Roesel, H. A. et Haber, A. H. (1963) Studies of effects of light on growth pattern and of gibberellin sensitivity in relation to age, growth rate and illumination in intact wheat coleoptile. Plant Physiol. 38, 523-532.

Sale, P. J. M. et Vince, D. (1963) Some effects of light on leaf growth in Pisum sativum and Tropaeolum majus. Photochem. Photobiol. 2, 401-405.

Salisbury, F. B. (1963) dans "The flowering process", p. 161, Pergamon Press, Oxford.

Sanchez, R. A. et Cogliatti, D. (1975) The interaction between phytochrome and white light irradiance in the control of leaf shape in Taraxacum officinale. Bot. Gaz. (Chicago) 136, 281-285.

Satter, R. L. et Wetherell, D. F. (1968 a) Photomorphogenesis in Sinningia speciosa, cv. Queen Victoria. I. Characterisation of phytochrome control. Plant Physiol. 43, 953-960.

Satter, R. L. et Wetherell, D. F. (1968 b) Photomorphogenesis in Sinningia speciosa, cv. Queen Victoria. II. Stem elongation : interaction of a phytochrome controlled process and a red-requiring, energy dependent reaction. Plant Physiol. 43, 961-967.

Schäfer, E. (1975) A new approach to explain the "high irradiance responses" of photomorphogenesis on the basis of phytochrome. J. Math. Biol. 2, 41-56.

Schneider, M. J. et Stimson, W. R. (1971) Contributions of photosynthesis and phytochrome to the formation of anthocyanin in turnip seedlings. Plant Physiol. 48, 312-315.

Schneider, M. J. et Stimson, W. R. (1972) Phytochrome and photosystem. I. Interaction in a high-energy photoresponse. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 69, 2150-2154.

Schulz, M. R. et Klein, R. M. (1963) Effects of visible and ultraviolet radiation on the germination of Phacelia tanacetifolia. Am. J. Bot. 50, 430-434.

Siegelman, H. W., Butler, W. L. (1965) Properties of phytochrome. Ann. Rev. Plant Physiol. 16, 383-392.

Smith, H. (1970) Phytochrome and photomorphogenesis in plants. Nature (London) 227, 665-668.

Smith, H. (1981) Function and evolution of plant photoreceptors. Communication on British Photobiology Society International Symposium, Plants and the daylight spectrum, Leicester, U.K. page 45.

Snedecor, G. W. et Cochran, W. G. (1971) Méthodes statistiques, 6ème édition, 649 pages. Edité par l'Association de Coordination Technique Agricole, Paris.

Steinitz, B., Schäfer, E., Drumm, H. et Mohr, H. (1979) Correlation between far-red absorbing phytochrome and response in phytochrome-mediated anthocyanin synthesis. Plant Cell Environ. 2, 159-163.

Takimoto, A. et Hamner, K. C. (1965) Effect of far-red light and its interaction with red light in photoperiodic response of Pharbitis nil. Plant Physiol. 40, 859-864.

Tarila, A. G. I., Ormrod, D. P. et Adepipe, N. O. (1977) Effects of phosphorus nutrition and light intensity on growth and development of the Cowpea (Vigna unguiculata L.). Ann. Bot. 41, 75-83.

Tcha, K. H., Jacques, R. et Jacques, M. (1976) Spectre d'action de la lumière sur l'induction florale du Calamintha officinalis ssp. nepetoides et rôle du phytochrome. C. R. Acad. Sc. (Paris) 283, 341-344.

Thomas, B. et Dickinson, H. G. (1979) Evidence for two photoreceptors controlling growth in de-etiolated seedlings. Planta 146, 545-550.

Tucker, D. J. (1975) Far-red light as a suppressor of side shoot growth in the tomato. Plant Science Letters 5, 127-130.

Tucker, D. J. et Mansfield, T. A. (1972) Effects of light quality on apical dominance in Xanthium strumarium and the associated changes in endogenous levels of abscissic acid and cytokinins. Planta 102, 140-151.

Turgeon, R. et Webb, J. A. (1971) Growth inhibition by mechanical stress. Science 174, 961-962.

Turner, M. R. et Vince, D. (1969) Photosensory mechanisms in the lettuce seedling hypocotyl. Planta 84, 368-382.

Vanderhoef, L. N., Quail, P. H. et Briggs, W. R. (1979) Red light-inhibited mesocotyl elongation in Maize seedlings. II. Kinetic and spectral studies. Plant Physiol. 63, 1062-1067.

Vince, D. (1965) The promoting effect of far red light on flowering in the long day plant Lolium temulentum L. Physiol. Plant. 18, 474-482.

Vince, D. (1966) An interpretation of the promoting effect of far-red light on the flowering of long day plants. Photochem. Photobiol. 5, 449-450.

Vince-Prue, D. (1976) Phytochrome and photoperiodism. In : Light and Plant Development, Smith H., ed., pp. 347-369. Butterworths, London.

Vince-Prue, D. (1977) Photocontrol of stem elongation in light-grown plants of Fuchsia hybrida. Planta 133, 149-156.

Vince-Prue, D., Guttridge, C.G. et Buck, M.W. (1976) Photocontrol of petiole elongation in light-grown strawberry plants. Planta 131, 109-114.

Vince-Prue, D., Jose, A.M. et Thomas, B. (1980) A comparison of some methods for estimating phytochrome changes in light-grown tissues. Dans "Photoreceptors and plant development", De Greef, J.A., Ed. 159-166.

Virzo de Santo, A. et Alfani, A. (1980) Adaptability of Mentha piperita L. to irradiance. Growth, specific leaf area and levels of chlorophyll, protein and mineral nutrients as affected by shading. Biol. Plant. 22, 117-123.

Wagner, E. et Mohr, H. (1966) Kinetic studies to interpret "high energy phenomena" of photomorphogenesis on the basis of phytochrome. Photochem. Photobiol. 5, 397-406.

Wareing, P.F. (1953) Growth studies in woody species. V. Photoperiodism in dormant buds of Fagus sylvatica L. Physiologia Plantarum 6, 692-706.

Wareing, P.F. (1954) Growth studies in woody species. VI. The locys of photoperiodic perception in relation to dormancy. Physiologia Plantarum 7, 261-277.

Warrington, I.J., Edge, E.A. et Green, L.M. (1978) Plant growth under high radiant energy fluxes. Ann. Bot. 42, 1305-1313.

Went, F.W. (1941) Effects of light on stem and leaf growth. Amer. J. Bot. 28, 83-95.

Went, F.W. et Sheps, L.O. (1969) Environmental factors in regulation of growth and development : ecological factors. In : Plant Physiology, a Treatise, Steward F.C., ed., pp. 300-406. New York : Academic Press.

White, J.C. et Mansfield, T.A. (1978) Correlative inhibition of lateral bud growth in Phaseolus vulgaris L. Influence of the environment. Ann. Bot. 42, 191-196.

Wildermann, A., Drumm, H., Schäfer, E. et Mohr, H. (1978) Control by light of hypocotyl growth in de-etiolated mustard seedlings. I. Phytochrome as the only photoreceptor pigment. Planta 141, 211-216.

Zucker, M. (1969) Induction of phenylalanine ammonia-lyase in Xanthium leaf disks. Photosynthetic requirement and effect of daylength. Plant Physiol. 44, 912-922.